

Fudan Translation Series

西方经济社会思想名著译丛 ／韦森 主编



演化与博弈论

Evolution and the Theory of Games

〔英〕约翰·梅纳德·史密斯 ／著

潘春阳 ／译

王小卫 ／校



復旦大學出版社

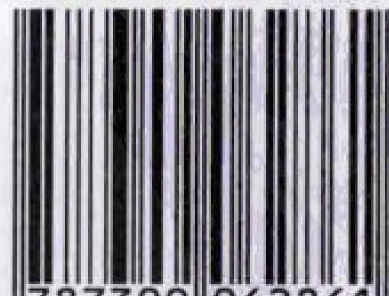
VISIT…

LANZAROTE Caliente.COM

《演化与博弈论》是演化博弈论研究领域的经典著作。1982年，约翰·梅纳德·史密斯因此书的出版被称为演化博弈论之父。

在本书中，作者把博弈论的思想纳入到生物演化的分析中，揭示了动物群体行为变化的动力学机制。虽然论述的思想和知识涉及生物学、博弈论和数学等交叉领域，但看似艰深的理论，作者却信手拈来，融精妙思想与优雅文笔于一体，大大增强了本书的可读性，也使其在学界享有盛誉，长销不衰。




ISBN 978-7-309-06286-1
9 787309 062861 >
www.fudanpress.com.cn
定价：35.00元



Fudan Translation Series

西方经济社会思想名著译丛 ／韦森 主编



演化与博弈论

Evolution and the Theory of Games

〔英〕约翰·梅纳德·史密斯 ／著

潘春阳 ／译

王小卫 ／校

復旦大學出版社

图书在版编目(CIP)数据

演化与博弈论/[英]约翰·梅纳德·史密斯著;潘春阳译. —上海:复旦大学出版社,2008.10
(西方经济社会思想名著译丛)
书名原文:Evolution and the Theory of Games
ISBN 978-7-309-06286-1

Ⅰ.演… Ⅱ.①约…②潘… Ⅲ.对策论-应用-经济学-研究 Ⅳ.F224.32

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2008)第 142369 号

John Maynard Smith
Evolution and the Theory of Games
ISBN:0521288843
Copyright © 1982 by Cambridge University Press. All rights reserved.
Published by arrangement with Cambridge University Press
Simplified Chinese translation copyright © 2008 by Fudan University Press
No part of this publication may be reproduced or distributed by any means, or stored in a database or retrieval system, without the prior written permission of the publisher.

本书中文简体字版专有出版权由剑桥大学出版社授予复旦大学出版社,版权为复旦大学出版社所有。未经出版者预先书面许可,不得以任何方式复制或抄袭本书的任何部分。

版权所有,翻印必究。
上海市版权局著作权合同登记号:图字 09-2006-855 号

演化与博弈论
[英]约翰·梅纳德·史密斯 著 潘春阳 译 王小卫 校

出版发行 复旦大学出版社 上海市国权路 579 号 邮编 200433
86-21-65642857(门市零售)
86-21-65100562(团体订购) 86-21-65109143(外埠邮购)
fupnet@fudanpress.com http://www.fudanpress.com

责任编辑 姜 华
出 品 人 贺圣遂

印　　刷 上海华文印刷厂
开　　本 787×960 1/16
印　　张 17
字　　数 240 千
版　　次 2008 年 10 月第一版第一次印刷
印　　数 1—4 100

书　　号 ISBN 978-7-309-06286-1/F·1423
定　　价 35.00 元

如有印装质量问题,请向复旦大学出版社发行部调换。
版权所有 侵权必究

译丛总序

韦森

探索中华民族的振兴富强之路，建设一个现代民主法治国家，已成为近代以来无数中国知识分子和社会有识之士长期追寻的一个梦想，亦有无数志士仁人为之付出过艰苦卓绝的努力。通观晚清以来中国社会变迁的过程，可以发现，中国社会现代化的一个主旋律，是思想启蒙和思想解放。这一思想启蒙过程的一个重要组成部分，是中国学界从西方翻译出版了大量包括马克思主义经典著作在内的近现代科学和社会科学的学术思想名著，以至于在某种程度上我们不得不承认，晚清和民国以降中国社会的现代化过程，实际上变成了一个对西方近现代以来的科学和社会科学的某些理论和一些普世价值的转译、继受、改造以及对象化(embodiment)的过程。

经历了晚清君主立宪、辛亥革命、新中国1949年建立和1978年以来的改革开放，中华民族目前正处在21世纪伟大历史复兴的一个节骨眼上。改革开放以来中国社会的迅速市场化，既为经济增长蕴生

了强大的动力，亦带来了诸多社会问题和挑战。未来中国向何处去?《中华人民共和国宪法》第五条所确定的建设一个“法治国家”的社会目标如何实现?在数千年的历史长河中经历了无数次战乱和王朝更替，中华民族如何才能在21世纪型构出一个既能确保经济稳定增长、社会长治久安、人民康乐幸福，又公正和合理的制度安排?这均是当今中国社会所面临的一些重大理论和现实问题。面对这些亟须回答的重大理论和现实问题，一些社会共识正在中国社会各界内部慢慢形成，这其中包括：现代市场经济体系的良序运作需要真正工作的法律制度，而良序运作的法制制度必须要由一个宪政民主的政制框架来支撑。换言之，只有现代市场经济体制与宪政民主政制下的良序法律制度相结合，才会构成一个现代法治社会或言法治国家。

然而，为什么现代市场经济的运作自然要求民主与法治?到底什么才是一个“法治社会”或“法治国家”?一个现代法治社会的存在和运作的法理和伦理基础又是什么?要确当认识这些问题，就要求中国学界在当今中国与国际社会互动发展的动态格局中，能明辨出人类社会运行的一些基本法则和人类社会的一些普世价值。要做到这一点，广泛阅读并理解西方近现代以来在各学科内部不断出现和形成的一些经典名著，尤其是在经济学的社会选择理论和福利经济学与伦理学、政治学、法学等相近学科交叉领域中的一些经典文献，是一个必要前提。从这个角度来看，译介国际上已经出版的与这些重大理论问题有关的一些经典文献，无疑是一项基础性的理论工作。

基于上述考虑，笔者和一些学界的朋友、同事、身边的几个学生，与复旦大学出版社的编辑同仁一起，共同策划了这套译丛。我们希

望，通过这套丛书的陆续翻译出版，能在译介中汲取并型构思想，在思想中反思现实，进而在东西方文化与思想观念的差异的审视中，以及在东西方社会制度演化变迁的不同路径的比较中，来认识和把握人类社会发展的一般趋势。有了这个宗旨，在选编这套译丛时，我们基本上打破了——或言已超越了——目前已形成的一些现有学科划分的界限，不仅选取了西方一些经济学名家的著作，也选取了国际上法学、伦理学、政治哲学、社会学、人类学、史学等其他学科中一些名家和大师的经典作品。我们希望，通过把这些名著翻译为中文，使国内学界和广大青年学子能对西方近现代和当代的一些著名思想家对现代市场运行的基本条件以及对其政治和法律制度基础的理论阐释有所了解。只有通过这样一些基础性的工作，我们才能较确当地认识一个现代社会的公平、正义、合理和效率原则，才能理解那些确保市场运行和可持续经济成长的法治制度的法理和伦理基础。通过这样一个过程，我们才有可能期望社会各界逐渐形成在未来中国社会发展道路选择上的一些“重叠共识”。

为了达致这一目标，我们把这套丛书设计为一个相对开放的体系：其一，既不囿于某一学科，也不限于任一流派，并对不同学科、不同学术观点、不同政治主张，甚至不同政策见解，完全持一种包容和开放态度；其二，我们会随着对国际上哲学社会科学经典文献认识的增宽和加深，以及随着对国外哲学社会科学新近发展动态的把握，不断把西方学术思想中的一些新的和真正的菁华引介到中文中来，从而期盼未来中国的学术思想界能大致与世界同行同步探索，共同推进人类经济社会思想探索的前沿边界，并为未来中国的经济社会发展，探寻深

层的学理和思想基础。

"大学之道,在明明德,在亲民,在止于至善"(《大学》)。在21世纪中华民族伟大复兴的历史契机面前,让我们以一种开放的胸襟、开阔的视野和海纳百川的宽容心态,来广泛汲取人类各文明社会中业已形成并积累发展起来的思想精粹,努力明辨已被世界上绝大多数社会所接受和认同的一些人类社会普世价值,明天道,育新民,开心智,共同呼唤中华民族在21世纪的新思想启蒙和精神复兴。际此,我们由衷地希望,经由复旦大学出版社的这套"西方经济社会思想名著译丛"的出版,能汇集编者、译者和出版者的共同努力,涓滴汇流,增益于未来中国的法治化市场经济体制的型构与建设。

韦森于2008年6月12日晨谨识于复旦园

前 言

过去十年中，博弈论被日益广泛应用到演化问题的研究中来，所涉及的领域包括性别比例、动物分布、竞争行为以及互惠的利他行为等，其应用领域之广泛使得博弈论日益成为思考物种表现型演化(phenotypic evolution)的一种一般方法。本书致力于将这些研究成果融入一个统一的分析框架，并将其展现给读者。本书主要面向生物学家。本书侧重于阐释这些理论是如何应用到生物学问题上来的，而不是向读者展示正规的数理推导——一个我无论如何都难以很好完成的任务。一些有关的数理知识都将在书后的附录中给出。

我衷心地希望本书也能够吸引博弈论专家们的目光。具有讽刺意味的是，虽然博弈论最初是为研究经济行为而设计的，但结果却更好地应用到了生物学研究之中。造成这一后果的两个原因是，首先，博弈论要求不同结局下参与者所得回报(如资金的回报、死亡的风险和高尚的道德所带来的快乐)可以用单个常量来测度，在对人的行为应用中，这种测度便是“效用”——一个人为臆造且稍显别扭的概念。

而在生物学中，达尔文适应度(Darwinian fitness)则提供了一个自然而准确的用以测度的一维常量；第二，更为重要的是，在求解博弈模型时，“人类理性”这一概念被“演化稳定性”所取代了。这样替代的好处在于，即使有证据怀疑人类行为并非总是理性地，也仍有很好的理论基础来证明种群将通过演化达致稳定的状态。

在我研究演化博弈理论的过程中，苏塞克斯大学同事的慷慨帮助一直让我记忆犹新，尤其是 Brian、Deborah Charlesworth 以及 Paul Harvey。而且我还欠下 Peter Hammerstein 一个人情，他的帮助让我更清晰地理解了许多理论上的问题。Jim Bull、Eric Charnov、Jhon Haigh、Peter Hammerstein、Susan Riechert 和 Siewert Rohwer 都全部或部分地阅读了书稿，他们还帮助我订正错误和修改文意晦涩之处。最后我还要衷心地感谢 Sheila Laurence 的热情帮助，她为本书打印了书稿并在其他很多方面给予了大力支持。

约翰·梅纳德·史密斯

1981 年 11 月

目　录

译丛总序/001

前言／001

第一章　导论／001

第二章　基本模型／010

　　一、鹰鸽博弈／012

　　二、对假设条件的分析／021

　　三、一个拓展模型——“全面树敌”／025

第三章　消耗战／029

第四章　遗传博弈模型／041

　　一、两倍体遗传的两策略博弈模型／042

　　二、有性生殖的表现型／044

　　三、异配生殖的演化问题／048

第五章　ESS策略／055

第六章　混合策略Ⅰ——对机制的分类／069

第七章　混合策略Ⅱ——案例／082

　　一、性别比／082

　　二、雀群中的地位／084

　　三、二态的雄性／088

　　四、理想自由分布／092

　　五、在一致不变的环境中的种群散布／094

第八章　非对称博弈Ⅰ——所有权／096

第九章　非对称博弈Ⅱ——分类及例证／110

第十章　非对称博弈Ⅲ——性别博弈和代际博弈／128

一、一些理论上的考虑 / 128
二、双亲抚育 / 131
三、循环动态博弈 / 135
四、性选择 / 137
五、具有交替行动的博弈 / 143
第十一章　生存史策略和体型博弈 / 146
第十二章　诚实、议价和承诺 / 153
一、动物竞争中的信息传播 / 155
二、炫耀性现象 / 157
三、议价、领地和交易 / 158
四、承诺 / 168
第十三章　合作的演化 / 174
第十四章　后记 / 181
附录 / 187
一、博弈论的矩阵表达形式 / 187
二、有两个纯策略的博弈总是具有一个 ESS / 188
三、Bishop-Canning 定理 / 189
四、动态性和稳定性 / 190
五、报复 / 196
六、具有亲缘关系的个体之间的博弈 / 199
七、具有随机回报的消耗战 / 202
八、由一个或多个连续型变量定义的博弈的策略集合的 ESS / 205
九、从递归方程组中求解博弈的 ESS / 206
十、具有循环动态的非对称博弈 / 208
十一、重复博弈的囚徒困境 / 210

主要术语解释 / 213
参考文献 / 215
主题索引 / 230

第一章　导　论

本书致力于讨论生物演化的建模方法，而不是运用上述方法去解决任何具体问题。本章讨论了这种方法的应用范围及其局限性，同时还涉及这些模型的学术价值。

当生物的特定表现型[①]的适应度依赖于其在种群中的频率分布时，演化博弈论就成为从表现型这个角度思考生物演化问题的一种方法。例如，在对鸟的翅膀形态演化和同一鸟类分布行为演化的比较研究中，为了搞清楚翅膀的形态就有必要了解该鸟类所生活其间的大气的状况，以及随翅膀形状不同所导致升力和阻力的差异。同时也有必要将鸟翼是由羽毛所构成的这个约束条件也纳入考虑的范围，因为对于蝙蝠和翼龙来说，这种约束条件显然有所不同。然而这里没有必要去考虑种群中其他成员的行为。恰恰相反，生物分布的演化则主要取决于其他同种生物是如何行动的，因为生物的分布与寻找合适的配偶、避免对资源的竞争、联合防范掠夺者等因素密切相关。

在关于鸟翼形态的案例中，我们想知道为什么自然选择总有利于某些特定的表现型。最优化理论是分析这个问题的比较合适的数学工具。我们面临的问题是要判断哪些特征（比如，一

---

① 表现型，亦称“表型”、“显型”或“现象型”，是指有机体上可观察到的物理或生化特征，其由遗传组成或环境影响所决定。——译者注

个较高的升力阻力比，一个较小的转向圆)对适应度的变化有作用，而不是面对当个体的生存取决于其他个体的行为时所引致的特殊困难。而这些困难正是下文中所涉及的内容。

Von Neumann 和 Morgenstern (1953)在研究人类经济行为时，首次将博弈论纳入规范的分析框架。而后，博弈论经历了长足的发展，可参考 Luce 和 Raiffa (1957)的精彩综述。明智的是，研究人员认识到古典博弈理论中博弈的参与者将根据自利的原则表现出理性行为。这一假设在生物演化的背景下显然是不合适的。作为替代，理性原则被种群动态性和稳定性所取代，而自利原则则被达尔文适应度所取代。演化博弈论的一些重要假设将会在第二章中给出。这些假设将导向一个博弈的新形式"解"，即"演化稳定策略"，简称 ESS。

Lewontin (1961)首次将博弈论中的概念明确地运用到演化生物学中，用来描述物种与自然之间的博弈，并且致力于寻找物种灭绝概率最小化的策略。Slobodkin 和 Rapoport (1974)也采用了类似的理论分析路线。与上述理论形成鲜明对照的是，本书构建了种群中的个体成员相互之间的博弈行为，并且考虑了种群的动态变化和可能出现的均衡状态。早在博弈论诞生之前，Fisher (1930)在他的关于性别比演化和性选择演化的思想中早已预见到了这样的思考方式(见第 43 页)。在这方面最早明确使用博弈论术语的是 Hamilton (1967)，他致力于寻求在争夺配偶的局域竞争中性别比的一个"无敌策略"。其实，Hamilton 的"无敌策略"与梅纳德·史密斯和普瑞斯(1973)所定义的 ESS 在本质意义上是一致的。

本书中大多数演化博弈理论的应用是针对动物之间的竞争行为的研究。目前，其他比较主要的应用领域是性配置问题，如性别比、亲代投资、雌雄同体间的资源配置等。对于这些问题，在 Eric Charnov (1982)出版的书中都有详尽的描述，因而我将不多涉及这些问题。其他的应用领域包括物种与物种之间的资源竞争(Lawlor 和梅纳德·史密斯，1976)，动物分布(Hamilton 和 May，1977)，以及植物生长和繁殖(Mirmirani 和 Oster，1978)。

本书的结构安排。第二章描述了博弈论应用于演化问题所凭借的基

本方法。实际上考察了两个不同类别的模型。第一个模型最初是由梅纳德·史密斯和普瑞斯(1973)提出,并用以分析动物间的成对竞争(pairwise competition,一对一的竞争)。虽然这一模型经常适合于对动物对抗搏斗行为的分析,但是该模型的局限是无法应用于所有那些适应度是频率依赖(frequency-dependent)的情形;第二个模型经由前一个模型拓展而得,描述了一个与群体内其他个体所构成的某个种群之间的互动行为,或是个体与整个种群所表现的某种平均特性之间的博弈,而非描述一个个体在某时刻与某单个对手的互动行为。

第三至五章处理了其他相关的主要理论问题。第三章分析了"消耗战"(war of attrition)模型,这个模型的显著特点在于参与博弈的动物能够从一个连续(分布)的策略集中选择策略,而不是只拥有一个离散的备选策略集合。在第四章中,我思考了博弈论模型和种群遗传模型之间的关系;第五章中,考察了演化和学习(模仿)之间的关系。

第六至十章着眼于将理论的思想应用于野外实际搜集的数据。在这里,我的目的是尽可能阐明不同种类的对生物行为的自然选择角度的解释,以及我们想要将这些解释区分开来所需要的不同种类的信息。对那里所讨论的大多数例子都是一些亟待回答的重大问题。但是,博弈的理论方法的确提供了一个能够讨论并解释很大范围现象的分析框架,这些现象包括从卵子交换到异配生殖等问题。可能更为重要的是,这将注意力集中到对特定类型数据的需要。反过来,野外实际搜集的数据也能够提出一些亟待解决的理论问题。

最后三章更具猜测的性质。第十一章致力于如何将博弈理论应用于生存史策略(life history strategies)的演化问题。受一雄多雌哺乳动物演化问题的启示,本章提出的具体模型,尽管稍显特殊而具有局限,但对想尝试建立更普适模型的其他学者来说,仍具有很大启发意义;在第十二章中,我讨论了演化博弈论中最为艰深的理论问题——竞争过程中的信息传递。领地行为(territorial behavior)将在这一章中被考察,这是由于当所竞争的资源具有可分性的时候,自然选择将有利于信息传递;最后,在第十三章中,我在博弈理论的背景下讨论了合作的演化问题。

本章的其余部分将讨论一些有关博弈论在演化理论中应用的更一般的问题。那些对哲理性思辨不感兴趣的读者完全可以跳过这个部分，或者把它当成辅助读物而非导论来对待。没有这一部分，本书的其余部分一样顺理成章。

首先，经常可以听到有这样的疑问：当存在一个能够更为精确刻画生物现象的经典种群遗传模型时，为什么还要引入博弈论模型呢？其理由在于这两种类型的模型适用于不同的场合。无论是思考鸟翼形态的演化问题，还是生物分布行为的演化问题，都几乎不可能掌握有关特征变异的遗传基础（遗传特征变异）的详尽知识，然而，此时比较明智的方法是假设存在某种可积累的（additive）遗传变异，其理由在于，对任何被选择的遗传特征，在以远系繁殖的有性种群为对象的人工选择实验中，这样的遗传变异几乎总是能显示出来（罕见的特例可见梅纳德·史密斯和Sondhi，1960）。演化博弈论的基本假设——“龙生龙，凤生凤，老鼠的儿子会打洞（like begets like）”——完全符合我们所知的在许多情形下的遗传现象。此时，如果再去分析一个注重细节的复杂遗传模型显然不合时宜。例如，在鸟翼形态的演化中，在给定产生的升力大小下能带来最小阻力的翅膀形状是一个椭圆。或许有人会说：“这也许是正确的，但是你怎么知道具有椭圆形状翅膀的鸟类就不是那无法真实遗传（breed true）的杂合体①（heterozygote）呢？”那么完全可以认为他的观点是不合常理的。

当然，存在必须要用种群遗传模型来分析的竞争情形。这些情形将在第四章中进行更为详尽的讨论。从本质上来讲，这些情形所关注的中心问题就是种群的遗传变异现象。虽然博弈论有时也可以洞察一些能够通过频率依赖的自然选择过程所保留的遗传多态性②（genetic polymorphism）的情形，但是这样的情形仍然需要恰当的遗传分析才行。实质上，只有当我们分析哪种表现型能够得以演化，且当我们有理由假定

① 杂合体是指在同源染色体的某一特定基因位点上有不同的等位基因的有机体。——译者注

② 多态性，或称多型现象，即不受性别差异影响，在有机个体或同种物种的有机体中出现不同形态、阶段或类型。——译者注

可积累的遗传变异存在的情况下，应用博弈论的模型才是恰当的。令人深感惊讶的是，博弈论在分析有关有性生殖的表现型问题时（例如，性别比，雌雄同体（hermaphrodite）物种在雄性功能和雌性功能之间的资源配置），是富有成效的。其中，需要满足的条件仅仅是表现型本身能够被遗传而已。这一点在第四章中也会谈到。

两个针对最优化理论和博弈论模型的批评：其一认为，把动物看成能够采取最优化行为的个体是带有误导性质的；其二认为，无论如何，动物都受到自身发育的约束，因而不可能达致最优状态。对第一个观点，如果最优化模型导致人们认为动物能够自觉而有意识地去最优化其适应度，那么这样的最优化模型自然是带有误导性质的，且如果这些模型导致人们认为自然选择形成的物种的演化特征是最有利于物种生存的，那么这些模型就更是荒谬。但是我们没有理由对这些模型做出上述这样的解释，具有类似性质的物理学理论将澄清这一点。当我们计算一束光经过反射或是折射从 A 点射向 B 点所经历的路径时，有时候，如果我们利用光将沿着达到 B 点耗时最短的路径前进这一事实依据，将使问题的分析变得简单明了。这是根据物理学原理得出的一个简单结论，光就是如此运动的。没有人会认为一束从 A 点射出的光将有意识地去计算到达 B 点的最速路径。类似地，根据种群遗传学的原理得出的一个简单结论就是，在均衡状态下，某些量被最大化了。如果真是如此，那么通过最优化计算我们就可以很容易地找到均衡状态。没有任何暗示表明这是自觉而有目的的行为，也没有任何断言表明均衡状态是否有利于物种的生存。

对于发育约束（developmental constraints）（见 Gould 和 Lewontin，1979），我认为这里存在一些误解。在我们使用最优化理论或是博弈论分析问题时，这些分析的核心特征都是对可能出现的表现型集合作出一种设定，且最优状态正是在这个表现型集合中找到的。这样的设定其实与对发育约束的描述是完全等价的。我可以有理由地断言通过引入博弈论的分析方法且坚持对发育约束作出假定，恰恰是把研究的注意力集中到了对发育约束分析。我不想强调这一断言，但是我可以看到一些支持它的实践力量，尽管我还没有找到反驳 Gould 和 Lewontin 对适应性程序

(adaptationist programme)批评的理论支撑。在现实中,太多的努力被投入在寻找最优状态上,而不是去准确定义显形集合。比如,在鹰鸽博弈中大量的琐言碎语被用于描述博弈本身,但是策略集合的给定则显得过于简单甚至荒谬。

对此,我认为有人可能误解了鹰鸽博弈的目的,鹰鸽博弈并非代表了某种具体动物的实例,而是去揭示在所有竞争情形中内在的逻辑可能性(比如,混合策略存在的可能性),而当遇到具体情形时,必须在设定策略集上倾注更多的精力。一个有意思的例子是在分析雌性掘土蜂(digger wasp)之间的竞争行为时,Brockmann、Grafen 和 Dawkins(1979)在一开始便没有获得成功,这是因为他们错误地确定了掘土蜂可以选择的策略。

然而,在生物发育和演化的观点之间仍存在着巨大的冲突。在达尔文《物种起源》一书出版之后,且在 Weismann 的观点被普遍接受之前,物种演化和生物发育这两大问题无法避免地纠缠于一处。Weismann 对细菌和细胞两大概念的分离带来的一大好处就是:在不理解生物发育的基础上,使得正确地理解遗传学、乃至进化论成为可能。从短期看,这是一个无法估量的伟大贡献,因为它证明了遗传问题是可以解决的,虽然生物发育的问题还明显不能被解决。但从长期来看,前景则并不乐观,因为大多数生物学家都认为生物发育问题不值得耗费太多的精力,或认为那些问题可以由那些成功应用于遗传学研究中分子生物学方法的简单扩展来解决。

我认为生物发育问题仍然是生物学研究的重大问题之一,在我们能够理解它之前需要有一套新的理论。同时,令人鼓舞的是 Weismann 仍然是正确的。我们能够在不清楚相关结构是如何发育变化的基础上,仍向着理解适应性演化之路前进。因此,如果对"适应性程序"的不满情绪是针对其将注意力从发育生物学中引开,那么我深有同感,生物发育是重要的,但对其知之甚少,值得我们深入研究。但如果这一不满是认为适应性问题在不了解遗传约束的基础上就不能够(而非不应该)被研究,对此,我则不敢苟同。

观点的分歧,如果存在的话,是完全根据经验而非理论——这是关于

"世界是什么样的"这种问题的观点分歧。我确信 Gould 和 Lewontin 也会同意我关于自然选择不会带来一定程度的生物有机体与其环境之间适应度的提升的观点,并且我也同意他们关于对某些能够发育的生命有机体存在种种限制的看法。当然,我们可能会对这两个观点的相对重要性产生不一致的意见。例如,假定只有两种鸟翼类型能够发育——矩形和三角形。自然选择对于秃鹰可能有利于前者,而对于猎鹰,则有利于后者。如果有人问"为什么鸟翼的形状长成这样",那么回答不得不用发育约束的专门语言来表达。另一方面,如果几乎所有形状的鸟翼都能够发育,那么,若要对实际出现的鸟翼形状进行非常详尽地描述,可能只有用自然选择的专门术语才能够胜任。

生物学家们对于这些描述中哪一个更接近真实状况还持有不同看法。我个人的立场则趋于中庸。显然,对于一个特定的物种而言,不是所有的变异都具有相同的可能性。达尔文对这一事实有深刻的认识,而我则是在上大学时从"瓦维洛夫(Vavilov)①同源变异法则"(Superway, 1949;Maynard Smith,1958)中认识到这一点的。在一些情况下,表现型变异的可能范围会受到精确的限制。例如,Raup(1966)指出腹足纲软体动物外壳的形状可以用仅有三个自由变化的参数的单个数学表达式来描述。而且,发育过程在生物演化中显得相当保守,以至于哺育动物的腿、翅、鳍只是通过改变其相对大小,或在某种程度上,改变其相对数量来实现演化,而不是通过改变其基本模式或生物蓝图(bauplan)来实现的。

从这可以得出,在思考任何一个特定种群的演化中,必须牢记那些影响变异的发育约束。然而,观察现存的哺乳动物就可以清楚地发现,维持一个特定基本结构的约束条件不会阻碍特别范围的适应性功能的演化。以一种宗教般虔诚的态度去看待生物构建蓝图,或认定生物构建蓝图揭示了普适的形式法则(laws of form)。我们的祖先首先进化出的一条脊索、块状肌肉和两对鳍状物是为了去适应在水中的生活,而不是因为他们遵循固有的形式法则。正如达尔文在《物种起源》中所论述的那样,"类型

① 尼古拉·伊万诺维奇·瓦维洛夫(1887—1943):前苏联植物家。——译者注

的一致性(Unity of Type)"是重要的,但是它仍然从属于"生存条件",因为"类型"只是一个为迎合特定生存条件而进化的有机体。

使用博弈论方法研究演化问题的一个明显弱点就是它过分强调了均衡状态。而进化过程则是一个连续的,至少也是一个周期性的变化过程。同样的批评也指向了对种群遗传学中均衡状态的过分强调。用数学来分析均衡当然要比分析变化轨迹来得容易一些。然而,在两种情况下的博弈模型促使我们去思考动态变化而不仅仅是稳定性质。第一种情况是在一个博弈模型中可能不存在一个 ESS,结果导致种群陷入不确定的循环。从总体上看,不存在 ESS 的对称博弈看起来似乎更具生物学意义并不是难以置信,这些模型都含有两个以上的纯策略(见附录四),而且经常具有这样的性质,即 A 战胜 B,B 战胜 C,而 C 战胜 A。另一方面,非对称博弈非常容易产生不确定的循环行为(见附录十)。或许是由于包含了很长的时间维度,我难以找到相关的实例,但是预测的结果是如此清晰,以至于如果没有实例支持就会显得匪夷所思。博弈模型迫使人们去考虑动态变化而非稳定性质的第二种情况是当博弈具有多于一个的 ESS,而这也是很常见的。于是,为了解释种群当前的状态,我们不得不虑及种群的初始状态——那就是最早一代的种群(ancestral population 祖先种群)的状态。这一点在亲代照顾子代的例子中(见第十章)分析得十分清楚。

演化是一个历史过程。是一连串事件的唯一结果。这导致了在构建和检验该科学理论时,会出现的一些特殊困难,但这些困难是不可克服的。存在两种类别的理论可以被提出:普适性理论和特殊性理论。普适性理论是探讨整个演化过程背后一些机制;而特殊性理论则是致力于解释具体的事件。普适性理论的例子有"人类的一切历史都是阶级斗争的历史",以及"进化是生物间适应性差异的自然选择的结果"。演化博弈理论不属于这一类理论,演化博弈论假定演化是由于种群内部的自然选择决定的。而且,博弈论正是用来构建第二类理论的有力工具,那就是说,博弈论正是那种致力于解释具体的演化情形的理论。更确切地说,博弈论致力于判明那些导致特定的遗传特征演化的自然选择力量。

有时候人们认为这第二类特殊性理论是无法验证的,因为不可能做

到让某一个因素改变,再让历史重演以检验结果是否有变化。于是,这就忽视了重要的一点:任何因果关系的解释必须建立在能够检验的假设之上。例如,Geyl (1949) 在其《尼德兰革命》一书中讨论了为什么尼德兰北部能够取得独立而南部则不能的问题。对这个问题最普遍令人接受的解释是认为当时北部人口主要是新教徒,而南部则主要是天主教徒。Geyl认为这个观点是错误的,因为在起义爆发时,这两个地区的天主教徒的比例并没有差异。对特定事件演化的原因的假设同样是可以被证伪的。例如,如果认为灵长类动物进化过程中二态性①的出现是因为种群内部配偶之间生态竞争的减少,这无疑是谬误的。因为二态现象主要存在于实现一雄多雌或混交的哺乳动物中,而不存在于实行单配偶的物种中(Clutton-Brok, Harvey 和 Rudder, 1977);尽管对于某些鸟类而言这种推断可能是正确的(Selander, 1972)。

但是在审视种群生物学的理论时一味地拘泥标准的可证伪性可能会犯错误。例如,用以描述捕食者和被捕食者之间动态变化的 Volterra 方程几乎无法证伪。而在某种意义上,它们又是明显错误的,因为这些方程没有考虑物种的年龄结构状况、空间分布以及其他一些在真实场合下不可或缺的特征。这些方程的优点就在于其显示了即使最简单互动模型也可以导出物种数量持续性振荡变化的结论——这一结论很难用纯粹的语言推理而得。然而,如果把这种思想运用到特定的实例中,比如加拿大有毛哺育动物数量的振荡变化的案例,认为这是由野兔和猞猁的互动行为所驱动的,那么这就将是一个可通过经验来证伪的假设。

于是存在于这些简单模型的问题是,这些模型不能被检验但却具有某种启发的意义,而当这些模型运用于现实世界时,可被检验性成为一个不可或缺的基本要求。

① 二态性指预期本应相似或相同的两个或两种个体之间的不同,例如颜色、大小或形状。——译者注

第二章　基本模型

本章的目的在于澄清演化博弈论背后的基本假设。如果这一目的能够实现，将足以令人感到惊喜。当我第一次撰写有关博弈论在生物演化理论中的应用的文章时（梅纳德·史密斯和普瑞斯，1973），没能够完全意识到许多前提假设以及许多不同博弈类型之间的差异，而这些差异是应该引起的注意的。毫无疑问，这造成了许多概念的混淆和文意的晦涩，但现在我至少可以说，这些混淆和晦涩已经比以前大为减少了。

在这一章中，我引入了“演化稳定性策略（evolutionary stable strategy）”这一概念，简称 ESS。一个“策略”是一种行为表现型（behavioral phenotype），即是指个体在某个自己所知的处境中将会采取的行动。演化稳定性策略是这样一个策略：如果整个种群的每一个成员都采取这个策略，那么在自然选择的作用下，不存在一个具有突变特征的策略能够侵犯这个种群。这一概念需用“策略”一词来表达，是因为它是在研究动物的行为中产生的。然而，这一思想可以同等地应用于任何一种表现型的变异，而且“策略”一词完全可以被“表现型”一词所替代。例如，一个策略可以是一种植物的生长形态，或是生物首次繁殖的年龄，抑或是父母亲生育儿子和女儿的相对数量等。

演化稳定性策略作为一个能够抵抗侵犯的策略，在特定的情形下，即如果能够给出有关进化种群性质的精确假设，ESS 的定义就能够更精确地给定。本章的第一部分描述了由梅纳德·史密斯和普瑞斯(1973)最初定义的演化稳定性策略，然后将讨论导向不可侵犯性的数学条件(参见 2.4a,b)。这一模型的本质特征在于种群具有无限大的规模，繁衍以无性生殖的方式进行，竞争只在两个对手间展开，即成对的竞争，也就是在对抗开始之前二个对手间的不存在任何差异(即对称的竞争)。并假设存在一个有限的备选策略集合，这样博弈便能以矩阵的形式来表达。这一假设条件将在第三章中被放宽。

使用成对竞争的模型，我比较了演化稳定策略和具有演化稳定状态的种群这两个概念之间的差异。这些差异如下所述：假设对某个具体的博弈，其稳定的策略要求一个个体时而采取这一个策略，时而采取另一个策略，比如说，以概率 P 采取策略 I，而以概率 $1-P$ 采取策略 J。具有这样的可变行为的个体被认为是采取了一个混合策略，而且具有不可侵犯性的策略就是一个混合演化稳定策略。然而对一个生物种群而言，它可能是由两部分个体所构成，一部分自始至终采取 A 策略，而另一部分则自始至终采取 B 策略。这样的种群能够演化到一个稳定的均衡状态，且在该状态下两种类型的个体都将呈现。这就是一个演进稳定的多形状态。问题是在上述两种情形中的概率值是否相互对应，也就是说，如果一个混合演化稳定策略是以概率 P 采取 I 策略，这是否意味着一个稳定的多态种群含有纯 I 策略者的比例也为 P 呢？这个问题将在下文第一部分中进行讨论，对无性(单倍体)遗传的情形在附录四中探讨；对于更为困难但更具现实意义的有性生殖的双倍染色体物种的情形将被放在第四章中再进行讨论。

第二部分回顾了在模型中所做的假设，并且指明了它们将如何得以放宽。第三部分考虑了模型的一个特殊延伸，在那个模型中的个体是“全面树敌”(playing the field)的，即是说，其在竞争中获胜与否，不是取决于它与单个个体的竞争，而是取决于它与整个种群或其部分成员所形成的加总行为的对抗。在诸如性别比例的演化、生物分布演化、生命历史策略

演化以及植物生长演化的应用中，这是该模型的一个适当拓展。这个拓展的模型存在 ESS 的条件由方程(2.9)给出。

一、鹰 鸽 博 弈

假设有两种动物为了争夺价值为 V 的资源而展开竞争。所谓“价值”，这里意指通过竞争获得该资源的那种动物的达尔文适应性(Darwinian fitness)之增加值，其大小为 V。值得注意的是，没有得到资源的那种动物也并非一定具有值为 0 的适应度。比如，这一“资源”是一个有利于栖息的地盘，而且另外存在一个较不有利的栖所，竞争的失败者将在那个栖息所中生长繁殖。假设占据有利栖所的动物平均能生育 5 个后代，而那些生活在非有利栖所的动物只能生育 3 个后代，那么 V 就等于两个后代(5－3＝2)。这样 V 就是竞争中赢者所增加的适应度，而失败者也并不必具有 0 适应度。在竞争的过程中，一种动物可以采取下列三个行为中的一个：“炫耀”、“战斗”或“撤退”。采取炫耀行为的动物只是虚张声势绝不会伤害到其对手，采取战斗行为的动物如能伤害对手迫其撤退，就能成功地获取资源，而采取撤退行为的动物则放弃竞争，将资源拱手让人。

在真实的竞争中，动物将在上述三种行为中不断转换而表现出复杂的行为方式。但在这里，暂时假设在给定的竞争中，参与竞争的个体将只采取两种策略中的一种；而且假设一个特定的个体总是表现出相同的行为方式。所能采取的纯策略如下：

鹰(H)策略：战斗，仅当自己受伤或对手撤退时才停止战斗；

鸽(D)策略：炫耀，当对手开始战斗时立刻撤退。

如果两种动物都采取战斗的策略，我们假设其中的某种动物迟早将受伤而被迫撤退。并且受伤将以其适应度下降 C 为其代价。当然你也可以设想两者都由于争斗而受伤的情形，但在这里我只是尽力寻求尽可能简单的模型。

用 H 和 D 分别代表鹰策略和鸽策略，博弈的支付矩阵如表 1 所示。在这个矩阵中，其中的数字表示如果对手采取上面一行的某个策略，而自身采取左边一列的某个策略时，所得到的回报，或说是由于竞争带来的适应度的变化。用于构造这个矩阵的一些更深入的假设如下所示：

表 1 鹰鸽博弈的支付矩阵

	H	D
H	$(V-C)/2$	V
D	0	$V/2$

(1) 鹰策略对鹰策略：每一个竞争者都有 50%的机会伤害对手而获得资源 V，也有 50%的可能会受伤而退出竞争。这样我们就假设了决定行为的诸如基因等因素与决定在争斗中成功或失败的因素是相互独立的。我们将在第八章中讨论其他类型的资源争斗模型，在那些模型中影响竞争成功的个体差异因素，比如动物的体型大小等能够被竞争者观察到的因素。

(2) 鹰策略对鸽策略：鹰策略者获得了资源，而鸽策略者在受伤之前就在竞争中撤退。注意到鸽策略者所得到的回报为 0，这并不意味着鸽策略者若存在于全体鹰策略者之中时，获得了 0 的适应度，而是意味着单个鸽策略者与单个鹰策略者竞争的结果不会改变那只鸽策略者的适应度。

在上述我们假想的争夺地盘的竞争模型中，一个鸽策略者在与一个鹰策略者竞争之后，其适应度为 3 个后代，而不是 0。

(3) 鸽策略对鸽策略：资源被两个竞争者所平等地分享。如果资源是不可分割的，那么竞争者将耗费大量的时间去炫耀，这样的竞争将在第三章中予以分析。

再假想有一个无限的种群，每一个成员都采取 H 策略或 D 策略，且策略的选择是随机的，在开始竞争之前，所有个体都有同样的适应值 W_0。

设 p 为整个种群中选择 H 策略的频率；$W(H)$和 $W(D)$分别表示 H 策略和 D 策略所带来的适应度；$E(H, D)$表示个体选择 H 策略而对手选择

D 策略所带来的回报(其他策略组合所带来的回报也由类似的符号表示)。

那么如果每一个个体都只参与一个竞争,那么:

$$\left.\begin{aligned} W(H) &= W_0 + pE(H, H) + (1-p)E(H, D) \\ W(D) &= W_0 + pE(D, H) + (1-p)E(D, D) \end{aligned}\right\} \tag{2.1}$$

接着,我们假设个体能够通过无性生殖复制出与其同类型的后代,且其后代的数量与个体的适应度成正比。那么在下一代中采取 H 策略的频率 p' 为:

$$\begin{aligned} p' &= pW(H)/\overline{W} \\ \overline{W} &= pW(H) + (1-p)W(D) \end{aligned} \tag{2.2}$$

公式(2.2)描述了整个种群的动态变化。已知 V 和 C 的值以及初始选择 H 策略的频率,那就能很容易计算出种群随时间是如何进行变化的。然而,更有意义的是探索那些种群将向其演化的稳定状态,如果这些稳定状态存在的话。稳定状态是否存在的判别条件将首先在下述的一个一般性情形中推导得出,在这个情形中有可能具有两个以上的策略,并且将其应用于两策略的鹰鸽博弈。

如果 I 是一个稳定的策略,它必须具有下列性质:如果种群中几乎所有的个体都采取了 I 策略,那么这些典型个体的适应度必将高于任何可能出现的突变异种的适应度,否则这一突变异种将侵害整个种群,I 也就不可能稳定。于是我们设想这样一个种群,它主要由采取 I 策略的个体组成,并且伴随存在着极小比例 p 的采取突变策略 J 的异种。那么类似公式(2.1),我们有:

$$\left.\begin{aligned} W(I) &= W_0 + (1-p)E(I, I) + pE(I, J) \\ W(J) &= W_0 + (1-p)E(J, I) + pE(J, J) \end{aligned}\right\} \tag{2.3}$$

由于 I 稳定,那么 $W(I) > W(J)$。又因为 $p \ll 1$[①],这就要求对所有

① 表示 p 远小于 1。——译者注

的 $J \neq I$ 有：

$$E(I, I) > E(J, I) \tag{2.4a}$$

或者 $$E(I, I) = E(J, I) \text{ 且 } E(I, J) > E(J, J) \tag{2.4b}$$

这一条件由梅纳德·史密斯和普瑞斯(1973)给出。

正如本章开头定义的那样,任一满足条件(2.4)的策略就是一个演化均衡策略,或称 ESS。条件(2.4a,b)被认为是判别 ESS 的标准条件,但必须清楚的是这一条件仅仅适用于上述具有无限种群、无性繁殖以及成对竞争三个性质的特定模型。现在,我们将使用这一条件来探索鹰鸽博弈的 ESS。

显然,D 不是一个 ESS,因为 $E(D, D) < E(H, D)$,一个采取 D 策略的种群将被一个采取 H 策略的变异个体所侵害。

而如果满足 $\frac{1}{2}(V-C) > 0$,也即 $V > C$,H 则是一个 ESS。换言之,如果竞争者冒着受伤的风险去争夺资源仍然有利可图的话,那么 H 策略将是唯一明智之选。

但如果 $V < C$ 又会怎么样呢？此时 H 策略和 D 策略都不是 ESS。我们的分析可以沿着两条思路前进,可以设想,此时一个由鹰策略者和鸽策略者构成的种群将会发生什么情况？我将在本章稍后部分回到这个问题上来。然而我首先想问的是：如果一个个体能够时而采取鹰策略时而采取鸽策略的话,又将发生什么情况？于是我们假定策略 I 为以概率 P 采取 H 策略,而以概率 $1-P$ 采取 D 策略。而且,当这样的个体繁殖后代时,这一特性也将遗传给其后代,即其后代不是纯 H 或纯 D 策略者,而是以概率 P 实施 H 策略的 I 策略者。无论是每个个体以概率 P 选择 H 策略进行多次博弈,并且博弈的回报是可加的,还是每个个体以概率 P 表示选择 H 策略进行一次博弈,这都无关紧要。

上述的策略 I 是从一个可能策略集合中随机地选择而构成的,这样的策略称为混合策略。混合策略纯策略形成鲜明对照,诸如鹰策略这样的纯策略没有包含任何随机性的因素。

那么，是否存在一个概率值 P 能够使得 I 成为一个 ESS 呢？为了回答这个问题，我们需要应用 Bishop 和 Canning(1978)得出的一个定理，定理如下所述：

如果 I 是一个混合演化稳定策略(Mixed ESS)，其对构成它的纯策略 A、B、C……赋予非零的概率值，那么 I 必须满足：

$$E(A,\ I) = E(B,\ I) = E(C,\ I) = \cdots = E(I,\ I)。$$

直觉上，我们可以这样去理解上述定理，如果 $E(A,\ I) > E(B,\ I)$，那么博弈者为了获得更高的回报必然会更多地采取 A 策略而较少地采取 B 策略。这样的话，I 将不会成为 ESS。因此，如果 I 是 ESS，实施那些构成 I 的纯策略所获得的期望回报必然是相等的。关于该定理的更准确的表述和严格证明将在附录三中给出。该定理的重要性在于它提供了一个寻找 ESS 的方法，即如果确有一个概率值 P 使得 I 成为一个鹰鸽博弈的 ESS，我们就可以通过解下列方程来得到它：

$$E(H,\ I) = E(D,\ I)$$

即 $$PE(H,\ H) + (1-P)E(H,\ D) = PE(D,\ H) + (1-P)E(D,\ D) \tag{2.5}$$

于是有 $$\frac{1}{2}(V-C)P + V(1-P) = \frac{1}{2}V(1-P)$$

解得： $$P = V/C \tag{2.6}$$

更一般地，对支付矩阵：

	I	J
I	a	b
J	c	d

如果满足 $a<c$ 且 $d<b$，则存在一个混合 ESS，这个混合策略将以概率 P 采取策略 I：

$$P = \frac{(b-d)}{(b+c-a-d)} \tag{2.7}$$

如果一个 ESS 具有以下形式：$I = PH + (1-P)D$，那么 P 就能够被(2.6)式所确定。但是，我仍然需要证明这样的混合策略 I 满足(2.4b)式。由于 $E(H, I) = E(D, I) = E(I, I)$，而且稳定性条件要求满足：$E(I, D) > E(D, D)$ 且 $E(I, H) > E(H, H)$，为了验证这一点，我们有：

$$E(I, D) = PV + \frac{1}{2}(1-P)V > E(D, D)$$

以及 $$E(I, H) = \frac{1}{2}P(V-C) > E(H, H) \quad (V < C)$$

这样我们就已经展示了当 $V<C$ 时，以概率 $P=V/C$ 的混合策略是演化稳定的。从这个模型中得到的第一个结论就是：在受伤的代价相对高于获胜取得的回报的竞争中，混合策略的出现应该在我们意料之中。当然这一模型是如此的过于简化以至于我们在对待其结论时应该有所保留。在从理论上分析了可能出现的复杂情形之后，我们将在第六章和第七章中讨论有关这一模型的野外资料和数据。

一个混合 ESS 状态能否达到，取决于一个关键假设，那就是存在一种这样的基因型，它能够详细记载这一混合策略并在繁殖后代中能够得到真实遗传(breed true)。现在回到前面的问题：对于由纯鹰策略者和纯鸽策略者构成的总体将会产生怎样的情况？我们已经看到，如果 $V<C$，就不存在演化稳定的纯策略，但是却有可能存在一个稳定的遗传多态，也就是说，可能存在一种只生育鹰策略者的个体和只生育鸽策略的个体的混合，这种混合在遗传上是稳定的。

考虑这样一个总体，它分别由 p 比例的 H 策略者和 $1-p$ 比例的 D 策略者所构成，在均衡状态下，适应度 $W(H)$和 $W(D)$必然相等，那就是：

$$pE(H, H) + (1-p)E(H, D) = pE(D, H) + (1-p)E(D, D) \tag{2.8}$$

方程(2.8)和方程(2.5)是等价的，这里只是用小写 p 代替了大写 P，这样，如果 P 是在混合 ESS 中采取 H 策略的频率，而 p 代表了在种群中遗传

稳定状态下 H 策略者所占的比重，那么 $p=P$。这一个结论在存在两个以上的纯策略的情形下依然是成立的，但这是遗传多态稳定吗？当只存在两个纯策略时，如果混合策略是稳定的，那么对应的遗传多态也是稳定的。于是，对于鹰鸽博弈，以 $p=V/C$ 为纯鹰策略者比重的遗传多态是稳定的。

不幸的是，如果在具有多于两个纯策略的情形下，这一简单的结论不再成立，很可能对一个混合 ESS 是稳定的，而对于其对应的遗传多态则是不稳定的，反之亦然。稳定性问题将在附录四中进行更深入的讨论。如果仅仅是因为无性生殖种群的遗传多态稳定性问题不同于有性生殖两倍染色体种群的相应问题，那么这主要是出于数学上的考虑(见第四章，第一部分)。

现在通过引入更多复杂的策略来拓展鹰鸽博弈模型，用具体的数值来替代 V 和 C 等代数符号将为分析带来便利。由于只有不等号对定性结果起到决定作用，这样在不失一般性的同时使得问题更容易处理。设 $V=2$，$C=4$，存在一个 $P=1/2$ 的混合 ESS，支付矩阵如下所示：

	H	D
H	-1	2
D	0	1

假设现在我们引入第三个策略 R，或称其为报复者(retaliator)，R 策略类似一个鸽策略者遇到另一个 D 策略者的情形，但其不同点在于，如果其对手选择进攻，R 策略者也将采取 H 策略一样的进攻行为。新的支付矩阵如表 2a 所示。

表 2　鹰—鸽—报复者博弈

	a				b		
	H	D	R		H	D	R
H	-1	2	-1	H	-1	2	-1
D	0	1	1	D	0	1	0.9
R	-1	1	1	R	-1	1.1	1

这是鹰鸽博弈的更一般化的模型，特别地，在附录五中讨论了报复策

略的稳定性的更多细节，那里我希望我已经纠正了先前在讨论这一问题时所犯的错误。此处博弈模型的讨论是为了阐明具有多于两个策略的博弈是如何进行分析的。我们很难使用表 2a 中的矩阵来分析，这是因为不考虑 H 策略时，D 策略和 R 策略是等价的。在附录五中展示了唯一的 ESS 便是具有如下结构的混合策略：$I=\frac{1}{2}H+\frac{1}{2}D$。

在表 2b 中的支付矩阵可能更贴近现实，它假设在 D 策略者和 R 策略者两者的竞争中，报复者能够，或至少在有些时候能够，发现其对手不愿意进攻，并进而利用这一点。于是在 D 策略者和 R 策略者的对决中，R 策略者略占优势而 D 策略者处于劣势。显然在此时，R 策略是一个 ESS，因为 $E(R, R)$ 相比 $E(D, R)$ 和 $E(H, R)$ 都来得大。因此，无论是 D 策略还是 H 策略，或两者的策略组合都不可能侵害一个采取 R 策略的种群。更一般地，如果在支付矩阵对角线上的一个数值比其所在列的任何一个数值都来得大，那么其对应的纯策略就是一个 ESS。

但是，是否存在其他 ESS 呢？特别地，$I=\frac{1}{2}H+\frac{1}{2}D$ 是否仍然是一个 ESS 呢？根据惯常的方法：

$$E(H, I)=-\frac{1}{2}+\frac{1}{2}\cdot 2=\frac{1}{2}$$

$$E(D, I)=\frac{1}{2}\cdot 0+\frac{1}{2}=\frac{1}{2}$$

而且注意到混合 ESS 要求 $E(H, I)=E(D, I)$，因此 $E(I, I)=\frac{1}{2}$。而

$$E(R, I)=-\frac{1}{2}+1.1\times\frac{1}{2}=0.05$$

于是根据表 2b 中的支付矩阵，我们发现了两个 ESS，$I=\frac{1}{2}H+\frac{1}{2}D$ 以及 R。一个种群可以向其中任何一个进行演化，具体结果取决于其个体的初始构成。

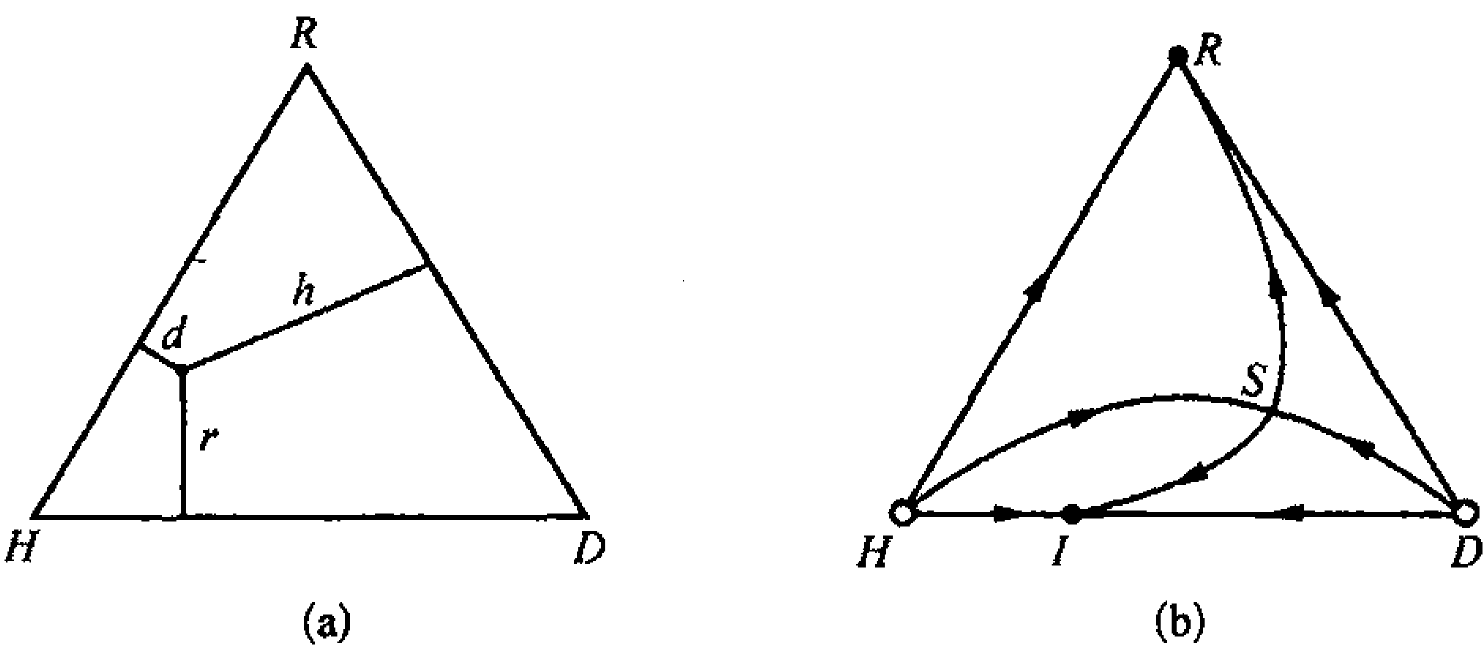


图 1　鹰—鸽—报复者博弈。(a) 代表了多态种群的状态;其中 h、d 和 r 分别代表了纯 H、D 和 R 策略者在种群中所占的比重;(b) 代表了表 2 所给出的 $H-D-R$ 博弈的演化轨迹,其中 I 和 R 是两个吸引点(代表稳定均衡状态,译者注),而 S 是一个鞍点(表示鞍点均衡,译者注)。

在描绘具有三个纯策略的博弈的动态变化时,较为方便的方法是将各种种群的状态作为等边三角形的顶点,然后绘制种群演化的轨迹,如图 1 所示。这样的图只能代表三个纯策略者在多态种群中所被采取的频率大小。然而,在这个例子中,当混合策略可能出现时,存在着多态种群的稳定状态与稳定策略之间的对应。这样,存在两个稳定状态:纯策略 R,以及具有相同比重的 H 策略个体和 D 策略个体的稳定多态,后者对应着一个混合 ESS,即 $I=\frac{1}{2}H+\frac{1}{2}D$。

一个只有两个纯策略的博弈至少存在一个 ESS(见附录二),但是如果存在三个或更多的策略,则有可能没有 ESS 存在。考虑下述例子,支付矩阵如表 3 所示。这个博弈描述了孩子们常玩的“石头-剪刀-布”游戏 $(R-S-P)$,并加上了一个附带条件:如果遇到平局,则博弈双方都需要支付给银行一笔极小的款项 ε。这个简单的模型也代表了具有如下结构的三策略博弈,即 R 能够击败 S,S 能够击败 P,且 P 能够击败 R。我们很容易能够验证,对一个正的 ε,混合策略 $I=\frac{1}{3}R+\frac{1}{3}S+\frac{1}{3}P$ 是一个 ESS。但是,对具有$\frac{1}{3}R$ 策略者、$\frac{1}{3}S$ 策略者和$\frac{1}{3}P$ 策略者的遗传多态种群则是不稳定的。这就是两种情形中,稳定性判别标准具有差异的例子。

表3 "石头-剪刀-布"博弈

	R	S	P
R	$-\varepsilon$	1	-1
S	-1	$-\varepsilon$	1
P	1	-1	$-\varepsilon$

假设 ε 很小且为负值，也就是说，遇到平局时局中人都将得到一笔小额的回报。在这个例子中没有 ESS 存在，不论是纯策略还是混合策略。在 ESS 不存在的情况下，种群将做不确定的循环运动，$P \rightarrow S \rightarrow R \rightarrow P \rightarrow \cdots$ 我不能够判断是否存在种群内部的竞争状态将其导向这样的不确定的循环。非对称博弈中的可比较的循环将在本书第十章第三节和附录十中进行讨论。

二、对假设条件的分析

无限随机混合种群

正如通常情况一样，如果假设个体不会离开其出生地很远，那么这就能够通过许多种方式来改变上述模型。

第一，竞争对手之间将在基因上有一定的关联。对亲属之间的博弈分析将在附录六中给出。这一情形的出现使得问题的分析变得晦涩难懂。不过，从定性的层面上看，所得到的结论倒是合乎常理，那就是动物将更多地采取类似鸽策略者的行为方式，而较少采取类似鹰策略者的行为方式。

第二，个体将可能遭遇到对同一个对手的持续的竞争。如果没有从经验中学习的情况，结论就不会改变。而如果存在学习效应，那么在寻求一个 ESS 的过程中必须考虑到的"策略"将不再具有固定的行为模式，而是变成对规则的学习。学习规则的演化问题将在第五章中进行讨论。

第三，很有可能的是我们所研究的演化种群不但有限而且规模很小。如果真的如此，上述基本模型必将改变，因为此时，突变总是有可能发生

的。Riley(1978)对有限种群博弈做了大量研究。

无性生殖

很多物种是有性生殖且具有两倍染色体，且其行为也令人深感兴趣，然而上述模型却假设物种是无性生殖的。在实践中这一差异可能无足轻重。当我们探究一些具有显著特征的行为的功能时，必须做出一些有关物种可能出现的表现型所涵盖范围的假设，即是对"策略集"做出假设。而这些假设，部分以有关本物种或相关物种实际变异范围的知识为基础，部分以猜想和常识为根据，而其最不可能以有关行为变异之遗传背景的知识为基础。因此，做出一个像"龙生龙、凤生凤"那样的简单假设常常远比做出一个有关遗传背景的详细假设来得更为合理和明智。一个看似无法与具体遗传背景假设脱离关系的例子将在第十章的第四部分进行讨论。

但是，在简单模型的情形下，很重要的一点是单性生殖的结果和两倍体生物遗传的结果是类似的。这一点由梅纳德·史密斯(1981)在一个特例中所给出，详见第四章第一部分。简而言之，一个无限的随机交配的两倍体生物种群参与一个由两个纯策略构成的博弈，P^* 表示在 ESS 中的某一个策略被选择的频率(P^* 由 2.7 式给定)。而对一个个体而言，真正采取这个策略的频率是由一对等位基因 A 和 a 所决定的，我们用 P_0、P_1、P_2 分别代表 AA、Aa、aa 在该物种中存在的比例。

在 $P_0 \geqslant P_1 \geqslant P_2$(即没有超显性出现)成立的情况下，如果 P^* 介于 P_0 和 P_2 之间，那么种群将向着 ESS 演化，倘若 P^* 超出这个范围，那么很显然种群不可能向着 P^* 演化，而是固定下来成为最靠近 ESS 的纯合体。而如果存在超显性，情况将变得更为复杂，但只要在遗传系统允许的条件下，种群总是能够向着 ESS 演化，即使不是这样，种群也将尽力向其靠近。Eshel(1981b)证明在很大范围的遗传结构下一个两倍体生物种群总是能够向着 ESS 演化，虽然这一点对最通常的遗传结构并不能够成立。

总之，随着基因座数量或者每个基因座的等位基因数量的增加，种群

达到一个 ESS 的可能性就越大(Slatkin 1979)。如果 ESS 要求具有一定范围的表现型,而这些表现型只能通过遗传多态性获得,而不能通过混合策略获得,那么遗传系统将会阻止这些表现型在适当的频率中出现。例如,在下一章中将要讨论的消耗战博弈模型中,ESS 要求存在一个特定的表现型分布,而这个表现型分布不能够由一个遗传多态系统所简单生成。但是,如果个体能够采取混合策略,则不会存在这一问题。

对称竞争和非对称竞争

上述分析的鹰鸽博弈是对称的,也就是说,两个竞争者处于对等的地位:他们拥有相同的可选择的策略以及相同的对回报的预期。但事实上,在两者之间很可能存在体型大小和力量强弱之类的差异,且这些差异将影响到竞争者采取竞争策略时所得的结果。但即便如此,如果这些差异不被竞争者所知,那么这就不可能影响到他们对策略的选择。

然而,现实中大量的竞争博弈是非对称的。这些竞争可能出现在雄性个体和雌性个体之间,出现在年长个体和年幼个体之间,或出现在大型个体和小型个体之间,甚或是出现在资源的拥有者和非拥有者之间。如果非对称性事先就能被竞争者感知察觉,那么这就能够经常影响个体对其行为的选择。如果非对称性能够改变支付矩阵,或能够影响实施战斗策略的博弈将出现的结果,那么非对称性对个体行为的影响是显而易见的。但即使在非对称性既不能改变支付矩阵,也不能对战斗获胜产生影响的情形下,非对称性也仍然能够决定个体对行为的选择,虽然这不再是那么明显。

考虑这样一个博弈模型,其竞争在地盘的所有者和入侵者之间展开。实际上,由于对地盘实际情况的了解,这一地盘对所有者来说具有更高的价值,并且很有可能的是,所有权将给所有者在战斗中带来一定优势。但为了简单起见,我将忽略这些效果。让我们在鹰鸽博弈中引入第三个策略,B 或称"有产者(Bourgeois)",那就是"如果是所有者,则采取鹰策略;如果是入侵者,则采取鸽策略"。支付矩阵如表 4 所示。

表 4 鹰—鸽—有产者博弈

	H	D	B
H	−1	2	0.5
D	0	1	0.5
B	−0.5	1.5	1.0

值得注意的是，当地盘的所有者和入侵者都采取 B 策略时，情形总是如此。在构造支付矩阵中，我假设各个策略是由所有者所采取还是由入侵者所采取是等概率的。那就是说，决定行为的基因不依赖于诸如遗传和环境等决定所有权的因素。

显然 B 是一个 ESS 策略，而且很容易检验 B 是这个博弈唯一的 ESS。这样，不对称的所有权这个因素将作为解决这个争夺的传统方法，即使所有权既不能改变回报，也不能对战斗获胜产生影响。任何其他的非对称情形也是如此，只要非对称性能够被竞争双方明白无误地感知察觉。对非对称竞争将在第八到十章中还将进行更为详尽的讨论。

成对竞争

无论是鹰鸽博弈，还是用支付矩阵形式所表达的更复杂的博弈模型，都假设个体参与了一个或多个一对一的竞争，如果多于一个竞争出现，假设所得回报可以直接相加。这样的模型可以应用到成对的遭遇战中，或是应用于具有非对称形式的诸如配偶之间、亲子代之间的竞争。但是在很多情形下，一个个体实际上面对的并非单个对手，而是面对整个种群，或者面对的是种群的一个部分。这样的情形可以被不精确地描述为“全面树敌(playing the field)”。这样的例子有性别比例的演化(Fisher，1930；Shaw & Mohler，1953；Hamilton，1967)、生物分布演化(Fretwell，1972；Hamilton & May，1977)、植物间竞争的演化(考虑到单株植物并非是与单个个体进行竞争，而是与其相邻的所有植物进行竞争)，还有很多例子这里不再一一赘述。实际上，这样的个体面对种群的竞争可能比个体一对一的竞争更广泛的存在也更具重要意义。因此有必要对这种情形进行单独讨论。

三、一个拓展模型——"全面树敌"

我们可以将"无敌策略(unbeatable strategy)"(Hamilton,1967)或说"演化稳定性策略"的概念拓展到"全面树敌"情形,在这一情形下,个体采取某个特定策略所得到的回报并非取决于一个或一系列的对手所采取的策略,而是取决于整个种群或其部分所表现出的平均性质。

当个体全面树敌时,如何来定义 ESS 呢? 对这个问题通过与 P. Hammerstein 的私人交流做了合适的处理,我在这里遵循其建议。设单个 A 策略者面对一个采取 B 策略的种群所得的适应度可以写成 $W(A, B)$。显然,如果对任何 $J \neq I$,都有 $W(J, I) < W(I, I)$成立,那么 I 将是一个 ESS。但如果 $W(J, I) = W(I, I)$又会怎样呢? 那么在一个含有很小比例 q 的 J 策略者的几乎都采取 I 策略的种群中,我们进一步需要有 $W(J) < W(I)$成立。我们定义 $W(J, P_{q,J,I})$为一个 J 策略者在由 $qJ + (1-q)I$ 构成的种群 P 中所获得的适应度。于是策略 I 成为一个 ESS 的条件为:对任何 $J \neq I$,有:

$$\left.\begin{aligned} & W(J, I) < W(I, I) \\ \text{或}\quad & W(J, I) = W(I, I), \\ & \forall q,\ W(J, P_{q,J,I}) < W(I, P_{q,J,I}) \end{aligned}\right\} \tag{2.9}$$

如果只有两个可行策略 I 和 J,那么我们可以写出适应度矩阵,如表 5 所示。

表 5 拓展模型的适应度矩阵

		种群	
		I	J
突变异种	I	$W(I, I)$	$W(I, J)$
	J	$W(J, I)$	$W(J, J)$

如果 $W(J, I)<W(I, I)$，则 I 就是一个 ESS；如果 $W(I, J)<W(J, J)$，则 J 成为一个 ESS。如果上述两个不等式没有一个能够成立，那么 ESS 将是 I 和 J 的一个混合策略。这里，如果认为达到 ESS 时上述两个纯策略所被采用的频率能够由(2.7)式给定，那么这个观点一般来说是错误的，仅当一个由 P 比例的 I 策略这和 $1-P$ 比例的 J 策略者所构成的种群中，I 策略者的适应度由线性和式 $PW(I, I)+(1-P)W(I, J)$ 所给定时才能够成立，且这个并不是上述论断成立的必要条件。

这些观点可以在最简形式的性别比博弈(sex ratio game)中得到最好的印证，在这个博弈模型中一个雌性个体能够生产 N 个子代，其中雄性占比为 s 而雌性占比为 $1-s$。如果我们用所预期的孙代个体数量来表征“适应度”的话，那么在一个性别比为 s' 的随机交配的种群中，我们有：

$$W(s, s') = N^2\left[1-s+s\frac{(1-s')}{s'}\right]$$

且有
$$W(s', s') = 2N^2(1-s') \tag{2.10}$$

如果我们现在考虑一个包含两种雌性个体的种群，它们生产子代的性别比分别为：$s_1=0.1$、$s_2=0.6$，相应的适应度矩阵如表 6 所示。

表 6　性别比例博弈的适应度矩阵

		种群	
		$s_1=0.1$	$s_2=0.6$
突变异种	$s_1=0.1$	1.8	0.967
	$s_2=0.6$	5.8	0.8

很明显的是 s_1 和 s_2 都不是 ESS，如果不经深入思考，我们就可能通过(2.7)式计算得到 P 值，从而得出下列错误的结论：稳定状态由 1/25 的 s_1 以及 24/25 的 s_2 所组成，并给出整个种群的性别比为 14.5/25＝0.58。事实上，在稳态下种群的性别比为 0.5。

假设在初始状态下，只有这两种雌性个体存在，计算 ESS 的正确方

法如下所示。设 $\hat{s}$ 为在稳态下种群的性别比。

那么 $W(s_1, \hat{s}) = W(s_2, \hat{s})$,或 $1-0.1+0.1(1-\hat{s})/\hat{s} = 1-0.6+0.6(1-\hat{s})/\hat{s}$;

或:$\hat{s} = 0.5$

且:$0.2s_1 + 0.8s_2$

更宽泛地,我们假设雌性个体生产子代的性别比例是介于 0 到 1 之间的任意值。我们寻求一个演化稳定性别比策略 s^*,这意味着任一个满足 $s \neq s^*$ 的突变个体都不能对其产生侵害。那就是说,对任何 $s \neq s^*$,都有 $W(s^*, s^*) > W(s, s^*)$ 成立。倘若 W 是可微函数,我们就可以通过下列一阶条件来得到 s^*:

$$[\partial W(s, s^*)/\partial s]_{s=s^*} = 0 \tag{2.11}$$

将此条件应用于方程(2.10)就同样能够得到 $s^* = 0.5$ 的结论。我们还可以用(2.9)式来检验 $s^* = 0.5$ 的稳定性,如下所述:

令 $s' = qs + (1-q)s^*$,其中,$s \neq s^*$。

那么从方程(2.10):

$$W(s, s') = N^2\left[1 - s + s\frac{(1-s')}{s'}\right]$$

于是有,$W(s^*, s') = N^2\left[1 - s^* + s^*\frac{(1-s')}{s'}\right]$

显然,对 $s \neq s^*$,不等式 $W(s, s') < W(s^*, s')$ 总是成立。

简单概括一下这个拓展的模型,倘若方程(2.9)得以满足,则策略 I 就是一个 ESS。如果对于含有两个纯策略 I 和 J 的博弈,没有一个纯策略能够符合(2.9)式,那么 ESS 将是一个混合策略。但是在均衡状态下 I 和 J 相对频率不能由(2.7)式来确定,而必须通过解下列方程得到:$W(I, Pop) = W(J, Pop)$,其中 Pop 指代处于稳态的种群。如果可选择的策略是一个连续的变量(比如性别比,在 0 到 1 之间连续变动),其对应的

ESS 可以从类似(2.11)式的一阶条件中解得，但其稳定性具备与否还必须通过求解二阶导数或其他适当的方法进行检验。

在分析个体在“全面树敌”的博弈中，最为关键的一步就是写出对应于(2.10)式的数学表达式，该式给出了在已知其构成的种群中的突变异种之适应度。在(2.10)式的具体应用中，种群被认为是无限的且不具有任何结构。但是，这并不是必要的限制条件。比如，Hamilton (1967)在 k 个雌性子代随机交配的情况下，寻求了“无敌性别比率 s^*”。这个问题就简化为写出代表具有生产子代性别比为 s 的个体的适应度 $W(s, s^*)$，且这一个体与其余 $k-1$ 个具有生产子代性别比为 s^* 的雌性个体处于同一个群中，然后再应用一阶条件(2.11)。换言之，给定种群中的其他个体都生产性别比为 s^* 的个体，那么对第 k 个个体最明智的选择就是采取同样的策略。

再给一个具有结构的种群的例子，考虑在固定的地方生长的植物之间或固着动物(sessile animal)之间的竞争。我们将寻找这样一个策略 I，如果所有与某个个体相邻的个体都采取 I 策略，那么对该个体来说最明智的策略也是 I。Mirmirani 和 Oster(1978)研究了一年生植物之间的竞争，这些被研究的植物的不同之处在于它们将用于生长的资源转移到用于结籽繁殖的这个转移时间是有差异的。为了寻求演化稳定的转移资源的时间策略 T^*，就有必要找到 $W(T, T^*)$，它表示一个被转移时间策略为 T^* 的个体所包围的转移时间策略为 T 的个体所得的适应值，然后求解一阶条件 $[\partial W(T, T^*)/\partial T]_{T=T^*} = 0$。值得注意的是并不需要去计算被具有混合策略类型的个体所包围的个体的适应度。

如果想对本章的思想有一个更全面的理解，阅读本书的“主要术语表”将是极有助益的。

第三章　消耗战

在上一章中，我假设为了价值为 V 的资源而展开竞争的两个鸽策略者能够共享这一资源。但在许多情况下，共享同一资源是不现实的。举例说来，假设两个动物为了一块地盘而展开竞争，而且不存在能够解决争端的非对称因素，比如优先所有权。

假设：N＝整个地盘拥有者其后代的期望数量；

kN＝半个地盘拥有者其后代的期望数量（$k<1$）；

n＝不采取竞争行为的动物其后代的期望数量，它在较不有利的地盘上建立栖所。

如果 $n>kN$，那么对任何一个竞争者而言，共享同一地盘显然无利可图。争得整块地盘所得到的回报 V 为 $N-n$。这里，再次提醒读者该回报并非是地盘所有者的期望适应度，而是在其竞争地盘中获胜带来的适应度的增加值。

于是可以料想 $V=N-n$，且该竞争并不是通过争斗的方式来解决，而是由竞争者采取炫耀的策略来解决，且坚持该策略最为长久的竞争者必将成为地盘的主人。那么一个竞争者应该坚持该策略多长时间呢？如果虚张声势的成本为零，那么竞争者将永远炫耀下去，这当然是荒谬可笑的。在现实中，虚张声势

必将承担一些代价，这是因为长时间的炫耀必将会推迟繁育后代的时间。

因此，我假设炫耀所带来的成本随着博弈时间延长而上升，且对两个竞争者而言都是如此。一个个体唯一能够选择的就是其准备进行炫耀的时间，以及由此带来的其将承担的相关成本 m。于是，如果 A 和 B 两个竞争者准备付出的代价分别为 m_A 和 m_B，那么竞争的赢者必是准备付出更高代价的那一位。实际上，赢者并不需要付出他所准备的全部成本，因为整个博弈的时间是由失败者所决定的。于是该博弈的支付矩阵如下所示：

	A	B
$m_A > m_B$	$V - m_B$	$-m_B$
$m_A = m_B$	$(V/2) - m_B$	$(V/2) - m_B$
$m_A < m_B$	$-m_A$	$V - m_A$

上述矩阵假设了在出现 $m_A = m_B$ 的情况时（几乎不可能发生），竞争的结果将完全随机地确定。那么在给定这些支付下，怎样的一个 m 的选择才是演化稳定的呢？

在回答这个问题之前，一个生物学的观点必须被提到。当我假设在展开竞争之前唯一可选的策略是选择准备付出的成本 m 时，已经暗含了这个假设：在竞争过程中没有相关的信息可以获得。信息传递的问题是至关重要的，它将在以后的章节中进行深入的讨论。

显然，没有一个纯策略是一个 ESS。倘若假设一个种群中的所有个体都准备付出代价 M。那么他们所得的平均回报为 $(V/2)-M$。一个准备付出 $M+\delta M$ 的突变异种所得的平均回报将是 $V-M$，且这个策略将侵害整体。如果 $M>(V/2)$，则一个不准备付出任何代价的突变异种也能侵害种群。

因此，如果存在一个 ESS，那么其必将是一个混合策略。令这个混合策略为 I，其对应的概率密度函数为 $p(x)$，即指竞争者选择的付出成本在 x 与 $x+\delta x$ 的概率为 $p(x)\delta x$，为了找到 ESS 所对应的 $p(x)$，我们利用 Bishop-Cannings 定理（见附录三），这个定理在此处的表述为：如果 m 是构成混合演化稳定策略 I 的一个纯策略（即 $p(m)\neq 0$），则 $E(m,\ I)$是一

个常量。

现在有：

$$E(m,\ I)=\int_0^m (V-x)p(x)dx-\int_m^{\infty} m\,p(x)dx$$

我们需要在约束条件 $\int_0^{\infty} p(x)dx=1$ 之下，找到满足 $\partial E(m,\ I)/\partial m=0$ 这个一阶条件的 $p(x)$。易知，下述函数即为所求：

$$p(x)=(1/V)e^{-x/V} \tag{3.1}$$

这表示了 $I=p(x)$ 就是一个均衡策略所具有的结构。为了证明这是稳定的，我们必须验证下式成立：

$$E(I,\ m)>E(m,\ m) \tag{3.2}$$

当 m 是一个纯策略时，这将很容易被证明(Maynard Smith，1974)，Bishop 和 Cannings 进一步证明了 m 为任何相异于 I 的混合策略的情形。

直观上，函数(3.1)的负指数形式的得出基于下述理由：由于没有信息的交换，一个已经持续炫耀时间 t 的竞争者，面对仍在进行炫耀的对手，正处于这样一种状态，在这种状态下，对未来的收益和成本的关注正如竞争开始时一样。因此，合乎逻辑的结论是竞争者在 t 时刻应该作出与 0 时刻相同的关于未来支出的决策，而这正是负指数分布所要求的。

如果成本是时间的一个线性函数，那么一个个体准备炫耀的时间将服从负指数分布。然而，服从这种分布的持续时间不是混合 ESS 存在的有力证据，因为产生这样一个分布所需要的全部条件是个体在单位时间内撤离竞争的概率是固定不变的。而且需要说明的是这个固定不变的概率必须等于一个正确的数值——“正确”在这里意味着这个数值等于具有不同持续时间的个体的适应度，且满足(3.1)式所给出的分布。在 Parker (1970a，b)以及 Parker 和 Thompson (1980)的关于粪蝇(Scatophaga stercoraria)的研究工作中提供了两个例子，其一可能是一个混合 ESS，而

另一个则显然不是。

雌性粪蝇会在新鲜的牛粪堆中产卵,雄性粪蝇则聚集在牛粪堆旁边,伺机与前来产卵的雌性粪蝇交配。那么一个雄性粪蝇应该在粪堆边等待多长时间呢?在粪便新鲜的时候会有很多雌性个体到来,随着粪便变得陈腐,到来的雌性个体就会逐渐减少。因此,一个等待太长时间的雄性个体将遇到较少的雌性个体。但是,如果大多数雄性个体都只愿意等待很短的时间,那么一个愿意等待较长时间的雄性个体将会有一个更好的与到来的雌性个体交配的机会。因此,如果其他雄性个体选择移动,那么选择等待将是有利可图的,反之亦然。这一竞争是频率依赖的一个例子,类似于消耗战,但在数学上并不等同。

Parker (1970a)发现雄性粪蝇的等待时间是服从指数分布的。更进一步,这并非是一个为了获得良好拟合而做出的武断选择,四分钟是雄性个体找到一堆新鲜粪便的平均时间。所以 Parker 的数据提供了对该理论的一个良好验证。

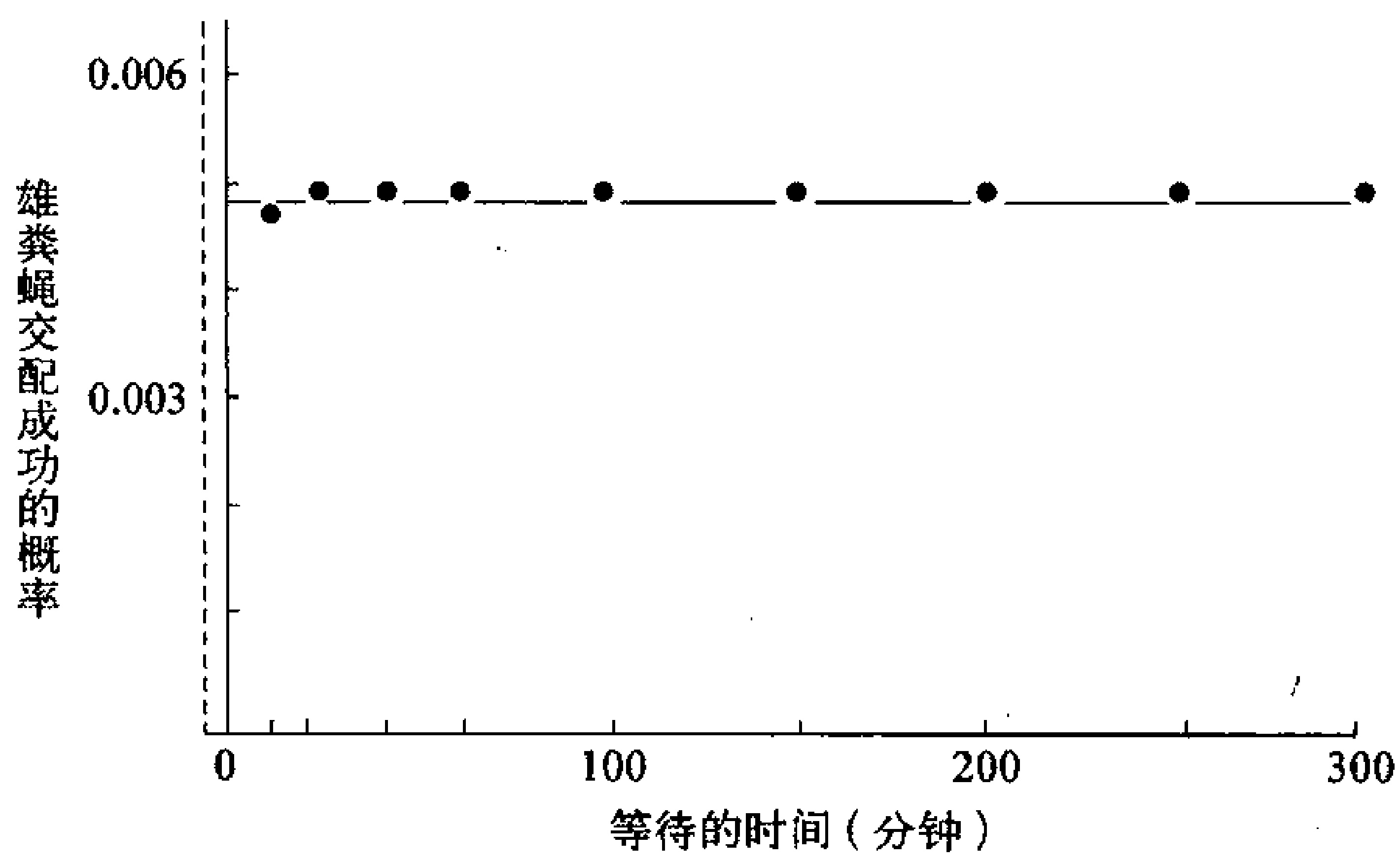


图 2 假设一个雄性粪蝇需要花四分钟才能找到一堆粪便,将雄性粪蝇交配成功率看成其在粪堆边等待时间的一个函数,上图显示了雄性粪蝇交配成功率的估计值(After Parker 1970a.)。

然而,达致上述情形的内在机制仍不为人所知。但至少存在以下三种可能性。第一,整个种群可能是遗传变异的,每个雄性个体都有一个彼

此不同的由基因决定的等待时间;第二,具有彼此不同的个体等待时间的所有雄性个体可能很相似,因为等待时间大致服从负指数分布,产生这一分布所需的全部条件是每个个体具有一个相同且固定不变的在单位时间内离开的概率;第三,或许这最为似是而非,雄性粪蝇可能会根据经验调整其等待时间。这一点将在第五章中展开,学习机制能够在一代之内将种群带到 ESS 频率状态,而不需要经过遗传演化。学习机制所具有的一大好处是能够使雄性粪蝇随着牛粪分布密度的变化而调整它们的行为。

可能 Parker 发现的个体在竞争中选择全面树敌策略的行为并非偶然现象。在成对竞争中,体型的差异、所有权、性别和年龄等因素都有可能影响到对策略的选择。从 Parker 对粪蝇的研究中就可以得出这一点。但我们需要先推导出消耗战中竞争时间长度的表达式。

表达式 $p(x)=(1/V)\exp(-x/V)$ 给出了一个个体准备继续实施其策略的时间长度(或者,更准确地说是个体准备承担的成本)。经常地,我们实际可以观察的是竞争实际持续的时间。这些持续时间是怎样随机分布的呢? 或许回答上述问题的最简单的方法如下所述:在时间段 δt 内,一个特定竞争者选择离开的几率是 $\delta t/V$。由于任意两个竞争之间是相互独立的,两者之一选择离开的几率是 $2\delta t/V$。因此竞争持续长度的分布满足:

$$p(x)=(2/V)e^{-2x/V} \tag{3.3}$$

这样,竞争持续的长度也服从指数分布,但是其均值为 $V/2$ 而不是 V。

Parker 和 Thompson (1980)推导出了上述结论并将其应用于雄性粪蝇之间竞争的后一阶段。在交配之后,雌性个体呆在粪堆上产卵,在这段时间内,雄性个体仍然呆在雌性个体的身上。通过这种方式,它可以有效防止第二个雄性个体与该雌性个体交配,如果第二次交配的确发生了,那么在随后产的卵中,将有 80%的卵是由第二个雄性个体的精液受精形成的。

当一个雌性个体在这种方式下产卵时,没有得到交配的雄性粪蝇会试图取代在位的雄性个体(Parker, 1970b)。常常,一个试图接近雌性个体的雄性粪蝇将会被其现任所有者击退,且没有丝毫争斗的余地。但如果一个

试图接近雌性的雄性粪蝇能够接触到该雌性，一场争斗将在所难免，在这场争斗中，入侵者试图取代该雌性的现任所有者。Parker 和 Thompson (1980)分析了这些争斗过程后发现，争斗的持续时间也近似服从指数分布。而且持续时间和所估成本之间的关系至少与消耗战的解释是一样的，尽管这些成本不能够被精确地测定。这两位学者指出，用这种方式去解释竞争可能是十分荒谬的。如图 3 描述了在竞争中原所有者取胜的频数和入侵者取胜的频数之间的差异，可以看出这些竞争千差万别，而且后者的分布与指数分布相去甚远。而在对称的消耗战模型中，这两者的分布应该相同地服从指数分布。显然这里的竞争是非对称的，且需要另作分析，这一任务将在本书的后文完成。在此，这个例子作为一个警示，即竞争持续时间服从指数分布是判断一个竞争是对称消耗战的非充分条件。

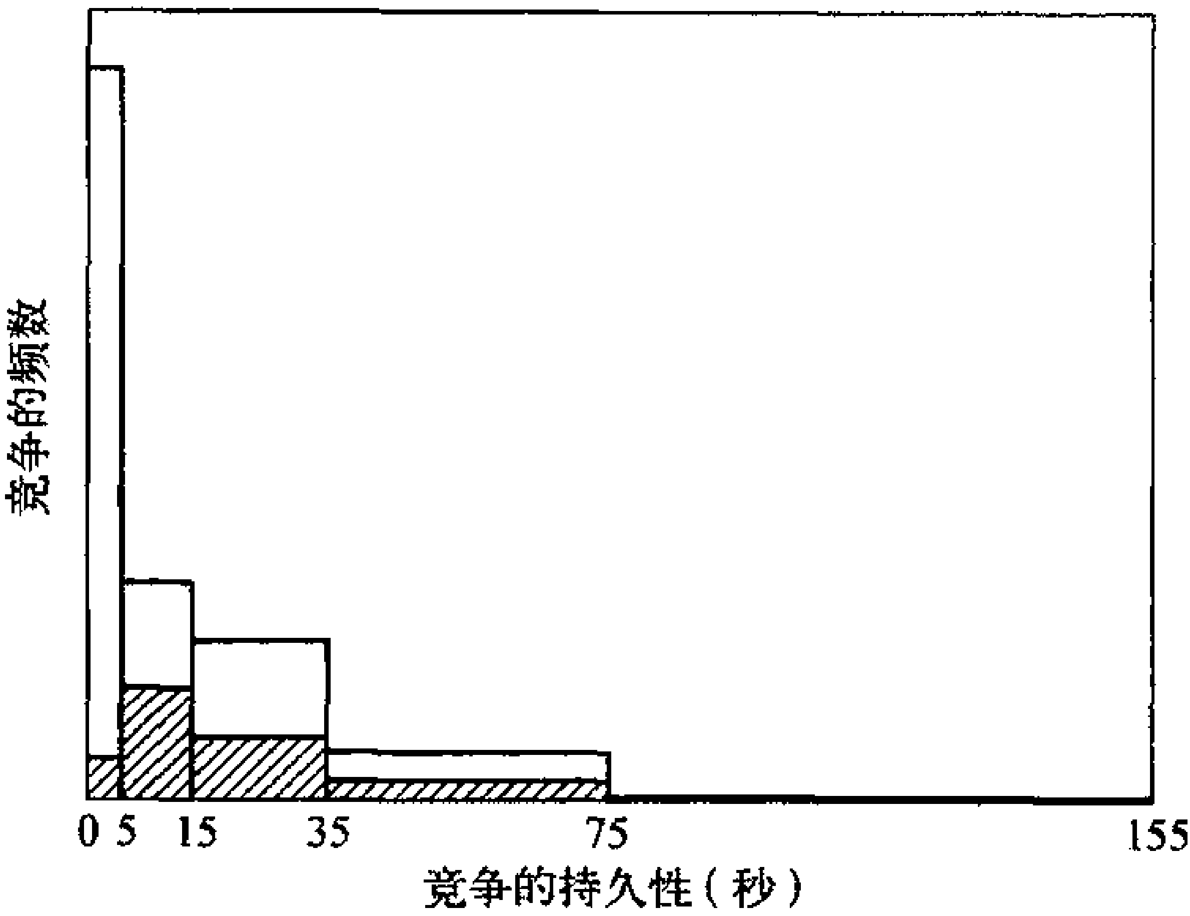


图 3 观察到的雄性粪蝇间竞争的持续时间。空白的直方图表示所有竞争的频数；带阴影的直方图表示入侵进攻的雄性粪蝇获胜的竞争的频数。(After Parker & Thompson, 1980)

很有可能的是，成本并非是时间的一个线性函数。如果这样的话，竞争仍可以同一个方式进行分析，但是其持续时间将不再服从指数分布 (Norman, Taylor & Robertson, 1977)。这样，我们假设成本 Q 是时间的函数 $q(x)$，其中 x 表示竞争持续的时间。参与竞争者可看成是在选择

一个可承担的成本，且根据前文导出(3.1)式的理由，同样地我们可以得到成本选择的稳定分布，如下所示：

$$p(Q) = (1/V)e^{-Q/V} \tag{3.4}$$

那么，竞争持续时间 x 的分布是怎样的呢？一个个体选择在 x 到 $x+\delta x$ 之间的持续时间的概率是与该个体接受一个在 $q(x)$ 和 $q(x+\delta x)$ 之间成本的概率相等的。也就是说：

$$p(x)\delta x = p(Q)\delta Q$$

或者

$$p(x) = p(Q)\frac{dQ}{dx}$$

例如，我们假设成本与持续时间的平方成比例，即：$Q = kx^2$。那么

$$p(x) = p(Q)\cdot 2kx = (2kx/V)e^{-kx^2/V}$$

这个式子给出了关于所预期的竞争持续时间的一个与众不同的形式(见图 4)。这正是不把竞争持续时间的分布形式作为判断是否是消耗战的依据的进一步理由。而关键的依据在于不同选择所获回报都是等同的，正如图 2 所示的关于粪蝇的例子那样。

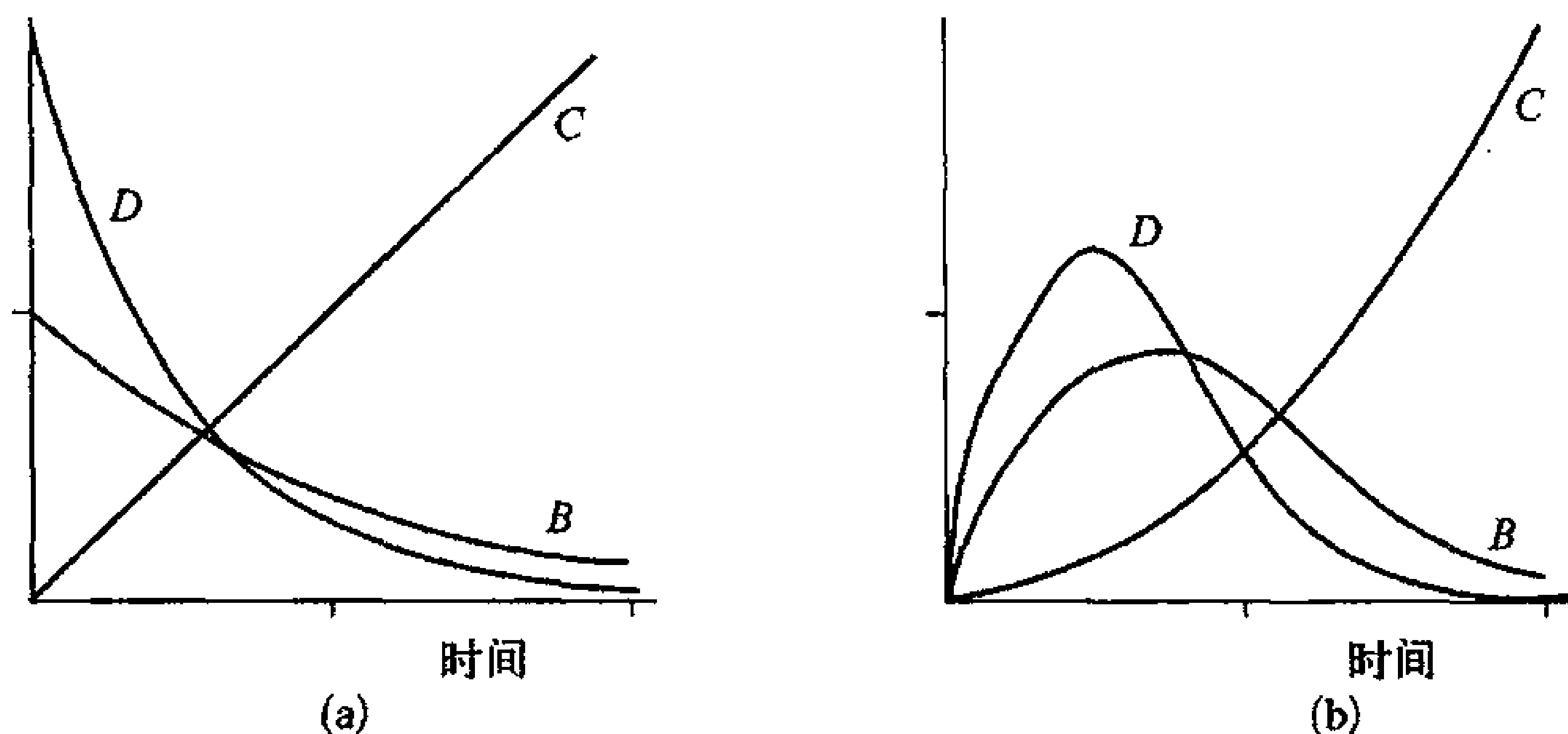


图 4 消耗战。曲线 B 表示可接受的持续时间的分布，曲线 D 表示竞争的持续时间。图(a)表示成本 C 与持续时间成比例的情形，而图(b)表示成本与持续时间的平方成比例的情形。

Bishop 和 Canning (1978)指出在满足下列条件下，消耗战模型可被广泛地应用于许多形式的竞争：

(1) 在竞争的过程中没有相关的信息可以获取，于是行动(即选择一段持续炫耀的时间)可以在竞争一开始时就被选定；

(2) 竞争的胜利者是那个愿意承担更高成本的竞争者；

(3) 两位竞争者实际承担的成本等于竞争失败者所愿意承担的成本；

(4) 可选行动的范围必须是一个连续的区间，其重要性将在本书第 105 页进行进一步讨论。

比如，成本可能由争斗过程中所受的伤害程度来测度，这样的伤害程度可能与竞争的持续时间成比例；或者，策略的选择可能是竞争者进攻的强度，且受伤的程度也随着进攻强度的升级而提高。实际受伤的程度甚至都不需要是竞争持续时间或进攻强度的函数，倘若受伤的风险(即所预期的受伤程度)是这样的函数的话。然而，该模型所必须具备的一个特征便是受伤程度不能够非常大以至于阻止了竞争者继续进行竞争。消耗战模型和鹰鸽博弈之间存在一个关键差异，那就是在前者中，一个参与竞争的动物可以通过选择一个充分大的成本以保证胜利的取得(尽管它不能够保证所获得的是正的回报)，而在后者，当一个鹰策略者遇到另一个鹰策略者时，两者都只有同等的获胜机会。

当我们讨论雄性粪蝇在牛粪边的持续等待时间时，有一点必须明确的是，在这个竞争中每一个个体都是“全面树敌”的，且对消耗战模型的一个合理拟合正是基于这个事实。在成对竞争中，信息的传递很可能影响个体的行为。现在我们要开始讨论信息传递的问题。通过考虑下列两个极端的例子来开始讨论是有助益的。

(1) 不存在可以被竞争者可察觉的在形态上和可动用武器上的差异，但是存在行动动机上的差异。比如，不同的动机导致竞争者 A 选择成本 m_A，而竞争者 B 选择成本 m_B，且满足 $m_A > m_B$。会不会因为竞争者都显示了其所选择的承担成本而使两者得不偿失？以及竞争者 B 会不会由此而立刻撤退？事实上，两者的处境都将得到改善。竞争者 A 将获

得 V 而不是 $V-m_B$，而竞争者 B 将获得 0 而不是 $-m_B$。不幸的是，这个信号显示的行为并不能够防止“说谎”的出现。这样我们考虑这样一个种群，其个体根据方程(3.1)选择了一个 m 值，并精确地将其显示出来，如果发现其对手显示出一个更高的 m 值，那么它将选择立刻撤退。此时一个突变异种将显示一个很大的 M 值，但是如果发现对手不立刻撤退，它将选择撤离竞争，这样的突变异种可以侵害整个种群。很快整个种群将全部由这样的个体组成，它们总是显示较高的 M 值，且这个 M 值与自己未来的实际行为不相对称。此时，一种新的突变异种又将侵害种群，它们不理会收到的信号，也不发出信号，而只是按照方程(3.1)进行行动。这样，我们最后得到的是不显示任何信号的种群。

(2) 现在我们考虑这样一个模型，在这个模型中存在可以察觉的动物形态上的差异，并且具有较大形态的动物将确定无疑地赢得一场竞争。对于动物来说，有效传递关于它们身体形态差异的信息，并且在发现个头比对手小时马上撤退，将使种群达致演化均衡的状态。这样，一个不理会其所收到的信息，或者其自身不愿传递信息的突变异种将陷入许多没有必要的争斗。这个例子与前文的模型的关键区别正是我现在所做的假设：一个动物不可能传递关于其体型大小的错误信息。

这一区别对于理解一般性的动物竞争，特别是对于理解信息传递具有关键的作用。在第一个模型中，一个动物可以无成本地或以很小的成本传递任何信号，除了接下来的竞争过程中所可能带来的成本。在第二个模型中，一个动物不可能传递关于其体型大小的错误信息，尽管存在着动物通过种种选择将其体型尽可能地显得较大的情况。而且，由于个子大的动物将赢得竞争，那么就存在较强的增大动物形态的自然选择效应。当然，也存在着动物形态较大带来的弱点和缺陷，对于这样情形的分析将在第十一章中进行。

信息传递的问题我们将在第九章和第十二章中进一步讨论。在这里，最关键的一点是区别以下两种情形：

(1) 关于“行为动机”和“行为意图”的信息。因为任何关于行为动机的信息都可以低成本进行传递，那么也就没有理由认为这样的信息是正

确无误的，所以对这些信息的关注将不会给竞争带来优势。

(2) 关于“资源把持力(Resource-Holding Power，或简称 RHP)”的信息。RHP 是对动物的形态、力量、能动用的武器等事物的度量，这些事物能够使动物在相互争斗的竞争中获得胜利。在下列两个条件成立的前提下，传递关于 RHP 的信息以及接受这样的信息来解决竞争将有助于达致演化均衡状态。这两个条件是：传递关于 RHP 的错误信息是不可能的，以及要率先取得较高水平的 RHP 是相当昂贵的。

现在，我将把对信息传递问题讨论转向对下列情形的关注，在这些情形中胜利所取得的回报对两个竞争者而言是不相同的。一个饥饿的动物和一个吃饱的动物之间对食物的争夺就是这样的一个例子。考虑一个更复杂的例子，设想两种不同类型的鸟为一块有利栖息的地盘而展开竞争，并且竞争的失败者可以在一块较不有利的地盘建立栖所，而不需要通过进一步的竞争。这两种鸟可能处于不同的年龄段：比如，一岁大的鸟和年龄较大的鸟。假设成功繁殖后代的期望值如表 7 所示。对年龄较大的鸟而言，竞争胜利的回报为 2，而对一岁大的鸟而言，竞争胜利的回报为 1。

表 7 假想的年幼的鸟和年长的鸟成功繁殖后代的数量

	有利栖所	非有利栖所
一岁大的鸟	2	1
年纪较大的鸟	4	2

首先假设年幼的鸟和年长的鸟之间的差异可以明确无误地识别，于是，正如 Hammerstein (1981)所指出的那样，这样的竞争应该分成三个博弈进行分析：年幼的鸟对年幼的鸟、年长的鸟对年长的鸟，以及年幼的鸟对年长的鸟。在前两个博弈中，不需要担心回报之间的差异。而第三个博弈正是在第八章和第十章中讨论的典型的非对称博弈。几乎可以确定无疑地说，年龄的差异将被作为一个解决这一竞争的关键因素。

假设对手的年龄不能够被察觉，于是一只鸟的行为只受自己年龄状态的影响，而不受对手年龄的影响。这是不完美信息博弈的一个例子（将在第十二章中进一步讨论），每一个竞争者都拥有一些对手不具备的信息。先前的关于饥饿的鸟和吃饱的鸟之间对食物争夺的博弈就是这样的一个例子，倘若小鸟只知道自己饥饿的状态。

在消耗战的问题中，每个个体知道资源对自己的价值大小，但是只知道资源对对手的价值的概率分布，这将在附录七中进行分析。应用到领土竞争的例子中，结论如下所述。年幼的鸟会从介于0到某个临界值 T 的概率分布中选择一个可接受的成本 m，而年老的将在介于 T 到正无穷 ∞的概率分布中选择策略。这样，年长的鸟将总是战胜年幼的鸟，但是对称的竞争总是如同典型的消耗战模型那样来解决竞争，即两者都从相同的概率分布中选取 m，依赖机会决定胜负。

如果只存在两种类型的个体，那么就只有一个临界值 T。如果存在 N 种类型的个体，各类型竞争胜利所获价值分别为：$V_1<V_2<\cdots<V_N$，于是便有 N 个互不交叠的概率分布，且这些概率分布被 $N-1$ 个临界值所分割。处于较高临界值区间的动物总是能够赢得竞争的胜利。

在消耗战中，每次竞争的平均回报是多少呢？对于最简单的情形，在由方程(3.1)给出的ESS中，容易看出平均回报是零。这样方程(3.1)的定义特征便是对所有不同的 x 值其回报都是相同的。这也包含了 $x=0$ 的情形，此时回报显然为0。换句话说，一场竞争的平均成本等于 $V/2$，即平均回报。乍一看这似乎是一个离奇的结论，然而这并不意味着平均而言动物获得零适应度。例如，我们假设所有的对于地盘的竞争都是对称的，且在年长的鸟之间展开。胜利所获得的价值为2个后代，相比在有利栖所成功繁衍的平均后代数3和在非有利栖所的平均后代数1，平均成本将是1个后代。

但是，如果回报是可变的，那么情况就会变得不同。对于具有最低获胜所得价值的个体类型上述结论仍然是成立的，即其平均回报是零。但对于其他类型的个体平均回报为正。

回报可变模型的核心特征就是动物知道资源对自己的价值，而不知

道资源对其对手的价值。有一个甚为奇特的例子可用以阐释这个模型。这个例子关注掘土蜂(Sphex ichneumoneus)的行为。这个物种的雌性个体负责掘土挖洞，在产下一个卵并密封洞穴之前，它们将洞穴提供给纺织娘。有时候，一个雌性掘土蜂不是挖洞，而是进入一个由另一个掘土蜂挖好的洞穴。在这些策略间的选择将被作为混合 ESS 的一个例子来分析(见本书第 49 页)。然而在这里，我想要关注的是提供了相同洞穴的两只掘土蜂相遇而引起的争斗。Dawkins 和 Brockman (1980)分析了其通过 23 次野外观察得到的竞争数据。

对于每一场争斗，我们知道竞争的持续时间、谁获胜、哪一只掘土蜂挖了这个洞穴、哪一只个子较大以及每一只掘土蜂分别提供的纺织娘的数量。令人感到惊奇的是，两者中个子较大者在竞争中并没有优势，原来洞穴的所有者相比前来的侵占者也没有竞争优势。十一只掘土蜂争斗了不止一次，且并不存在一些掘土蜂赢得胜利而另一些则取得失败的明显倾向。那么什么决定了战斗的结果呢? 与事实最相符合的假设便是：一个掘土蜂战斗的持续时间长度随着它带来的纺织娘的数量的增加而上升，因此竞争的胜利者便是那只带来最多纺织娘的掘土蜂。当然，竞争失败者带来的纺织娘的数量和总的纺织娘数量存在一个相关关系，但是分析显示失败者带来的纺织娘的数量才与竞争持续时间的决定是有关的。

以上这些结论都可以从随机回报的消耗战模型中预期得到，倘若我们假定一只掘土蜂知道它自己带来的纺织娘的数量(假定其可以通过监测自己的行动来确认)，但是不知道洞穴中总的纺织娘数量的多少。如果这样的话，那么一个洞穴的价值的确是个体提供的纺织娘数量的增函数，且一个个体选择战斗的时间长度同样将随着其带来的纺织娘数量的增加而上升。

第四章　遗传博弈模型

无论公式(2.4 a, b)所描述的标准 ESS 条件，还是公式(2.9)所描述的针对扩展模型的 ESS 条件，都是以单性遗传假设(parthenogenetic inheritance)作为基础的。而许多令人感兴趣的动物种群都是有性生殖两倍体遗传的。在许多情形下这并不影响问题的实质。倘若满足标准条件的表现型，无论是纯合的或是混合的，可以被一个遗传纯合体所制造出来，那么具有该表现型的有性生殖种群将是稳定的且能够抗拒任何突变异种的侵害。然而，假若 ESS 不能够被一个遗传纯合体所生产出来，那么就会出现诸如一个遗传多态种群能否产生符合 ESS 均衡的恰当策略，以及如果能够产生，那么这样的种群能否处于稳定状态这样的问题。显然，问题的答案并不总是肯定的。例如，假设三个纯策略 I、J 和 K 在一个 ESS 中必须以等概率出现，如果这些策略想被一个基因座上的三个基因型 AA、Aa 和 aa 在一个随机交配的种群中分别制造出来，那显然是不可能发生的。这个问题作为一个简单的遗传模型将在本章的第一部分中进行讨论。Eshel (1981b)对这个模型有更一般性的处理。

当所感兴趣的表现型特性与自身的有性生殖过程有关，有必要引入一个明晰的遗传模型，那样的话只能够计算有性生殖模型的适当的适应度。这样特性的具体例子将在本章第二和第

三部分中进行讨论。从博弈论的角度对性别分配(sexual allocation)问题的一个更一般性的处理是 Charnov (1979, 1981)给出的。

一、两倍体遗传的两策略博弈模型

我们设想这样一个博弈,在这个博弈中只有两个可用的纯策略,鹰策略和鸽策略。令 ESS 为以 P^* 采取鹰策略,以 $1-P^*$ 采取鸽策略。这个博弈在一个随机交配的两倍体遗传的无限种群中展开。策略的选择由同一个基因座的两个等位基因所决定,如下所述:

基因型	11	12	22
鹰策略表现型频率	P_0	P_1	P_2

如果等位基因 1 出现的频率是 p,等位基因 2 出现的频率是 q,鹰策略出现的频率是:

$$F = p^2P_0 + 2pqP_1 + q^2P_2 \tag{4.1}$$

面对以频率 F 采取鹰策略的对手,采取鹰策略和鸽策略所得到的期望回报我们分别用 $E(H)$和 $E(D)$来表示,那么基因型适应度分别为:

$$\begin{aligned} W_{11} &= P_0E(H) + (1-P_0)E(D) \\ W_{12} &= P_1E(H) + (1-P_1)E(D) \\ W_{22} &= P_2E(H) + (1-P_2)E(D) \end{aligned} \tag{4.2}$$

Lloyd (1977)所得到的一个结果有助于对遗传稳定状态的搜寻,这一结果表明如果只有两个可能的表现型,且如果遗传变异是由同一个基因座的两个等位基因所引起的,那么一个遗传多态只有当下列条件两者之一成立时才能存在:

(1) 两个表现型的适应度是相等的。那就是说,达到 ESS 频率时,$F=P^*$。

或(2) 两个等位基因出现的相对频率在两个表现型中是相等的。

在情形(2)中,可能具有不同的适应度,很容易能够得到在均衡状态

下等位基因 1 出现的频率是：

$$\hat{p} = \frac{P_1 - P_2}{2P_1 - P_0 - P_2} \tag{4.3}$$

满足 $0<\hat{p}<1$ 这样的均衡的存在要求 P_1-P_0 和 P_1-P_2 具有相同的正负号，那就是说有超优(overdominance)的存在。由此得出结论，如果没有超优的存在，种群或是变得遗传纯合的，或是达致 ESS。这两种情形究竟哪一种会实际发生取决于 P^* 是否落在 P_0 和 P_2 之间。可能出现的众多可能性如图 5a 所示。如果 P^* 的确落在遗传可能性范围之内，那

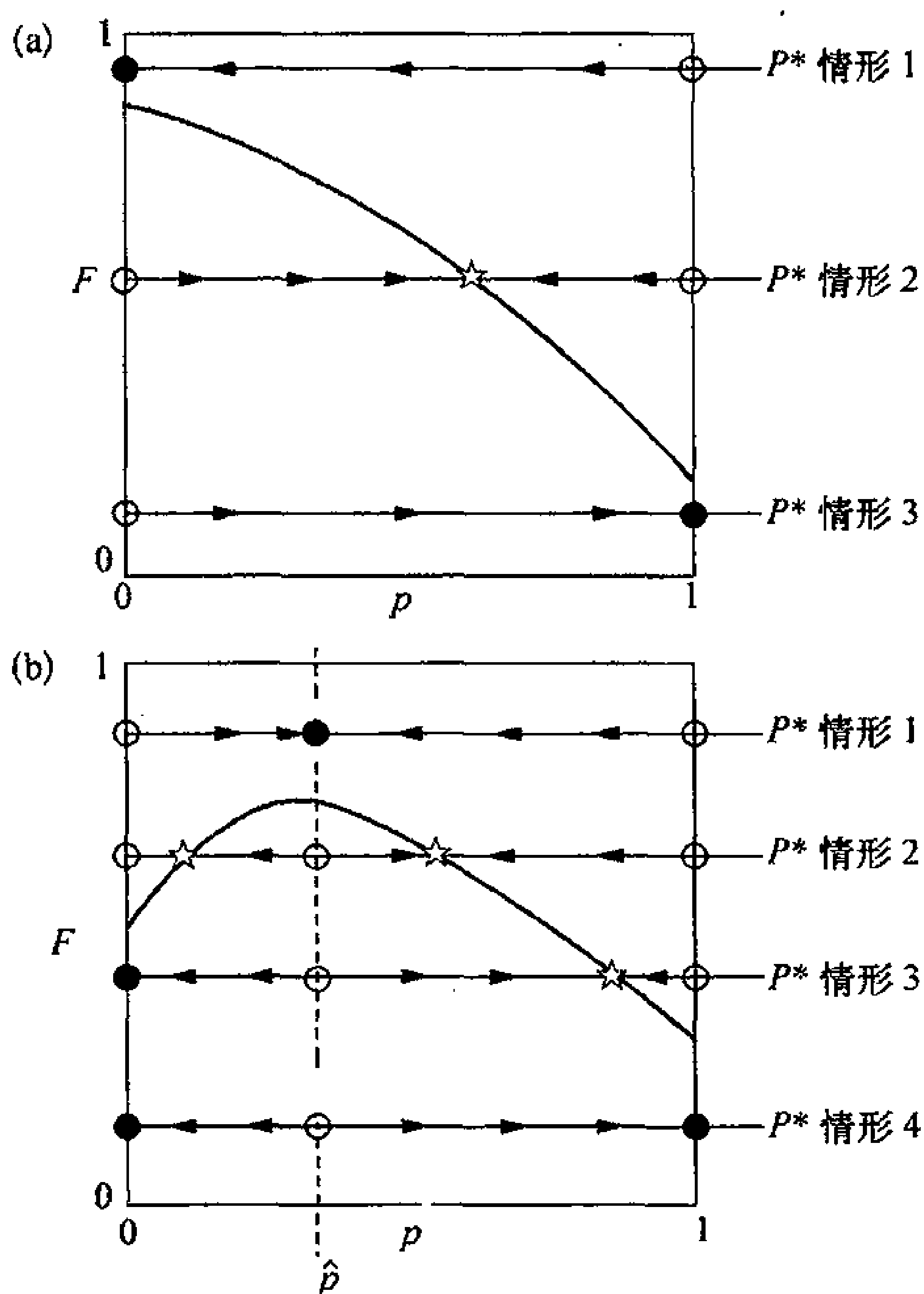


图 5 具有两倍体遗传的鹰鸽博弈。(a) 没有超显性的情形；(b) 存在超显性的情形。p 表示基因频率；$\hat{p}$ 表示使得 p 在鹰策略和鸽策略表现型中相等的基因频率；F 表示鹰策略者在种群中所占的比例；P^* 表示在 ESS 下采取鹰策略的频率；○表示不稳均衡状态；●表示稳定均衡状态；☆表示 ESS 均衡状态。图中的粗线表示以 p 为自变量时 F 的变化图形。

么种群将达到遗传多态，并且在 ESS 下呈现鹰策略和鸽策略表现型。如果不然，种群将达到最靠近 ESS 的基因型并保持固定状态。

如果有超显性存在那么问题将会变得更加复杂。四种可能出现的情形如图 5b 所示。如果 P^* 落在遗传可能性范围之内，那么种群将变得稳定。如果不然，种群往往会演化至一个尽可能靠近 ESS 的状态。

对于仅具有两个纯策略的博弈，两倍体遗传因素的引入几乎不对问题产生任何影响。在更复杂的博弈中，两类难题便会出现。第一，正如上文所指的那样，如果遗传系统是较简单的，可能不存在产生 ESS 频率的路径；第二，不能保证对应一个混合 ESS$\tilde{P}$ 的遗传多态 $\tilde{p}$ 必是稳定的。这一疑难之处并非是有性生殖种群所特有的，如附录四所阐释的那样，也可能在无性生殖的情形下出现。

二、有性生殖的表现型

如果我们关注的是诸如性别比、性投资或异配生殖等方面的表现型问题，我们不能够忽视有性生殖问题。然而，我们可以使用不可侵犯策略的基本思想来研究这样的问题。很自然我们可以将这样的策略归之于 ESS，虽然这些策略往往是不能通过应用条件(2. 4a, b)来解释的。在这部分中，将通过分析性别比理论中的一个例子来说明这样的问题将如何来处理。

Fisher (1930)断言，如果性别比在父母双亲的控制之下，唯一稳定的性别比状态必是 1∶1，或更一般地说，在儿子和女儿身上必须有相同的付出。理由如下所述，如果性别的其中一方总是多于另一方，那么对父母双亲而言，生产较稀少的一方才有利可图。虽然这里没有用博弈论的专业术语来表达，但实际上，他的论断就是在寻找一个 ESS，正如 Hamilton (1967)在一个局部求偶竞争中寻求一个性别比的“无敌策略”一样。

现在，让我们在一个随机交配的种群中来解决 Fisher 关于演化稳定性别比的问题，但是在一个更为一般的关于“表现型集合”，或说是可能的策略集的假设下进行分析。假设可能的家系的集合处于一个表现型集合

之中，如图 6 所示。如果性别比取决于雌性一方的基因，那么在雄性一方的基因决定性别比的条件下，最后的结论是极其相似的。我们设在一个家系中演化稳定性别比为 a^* 个雄性个体，b^* 个雌性个体。易知，a^*b^* 将落在表现型集合的边界上。

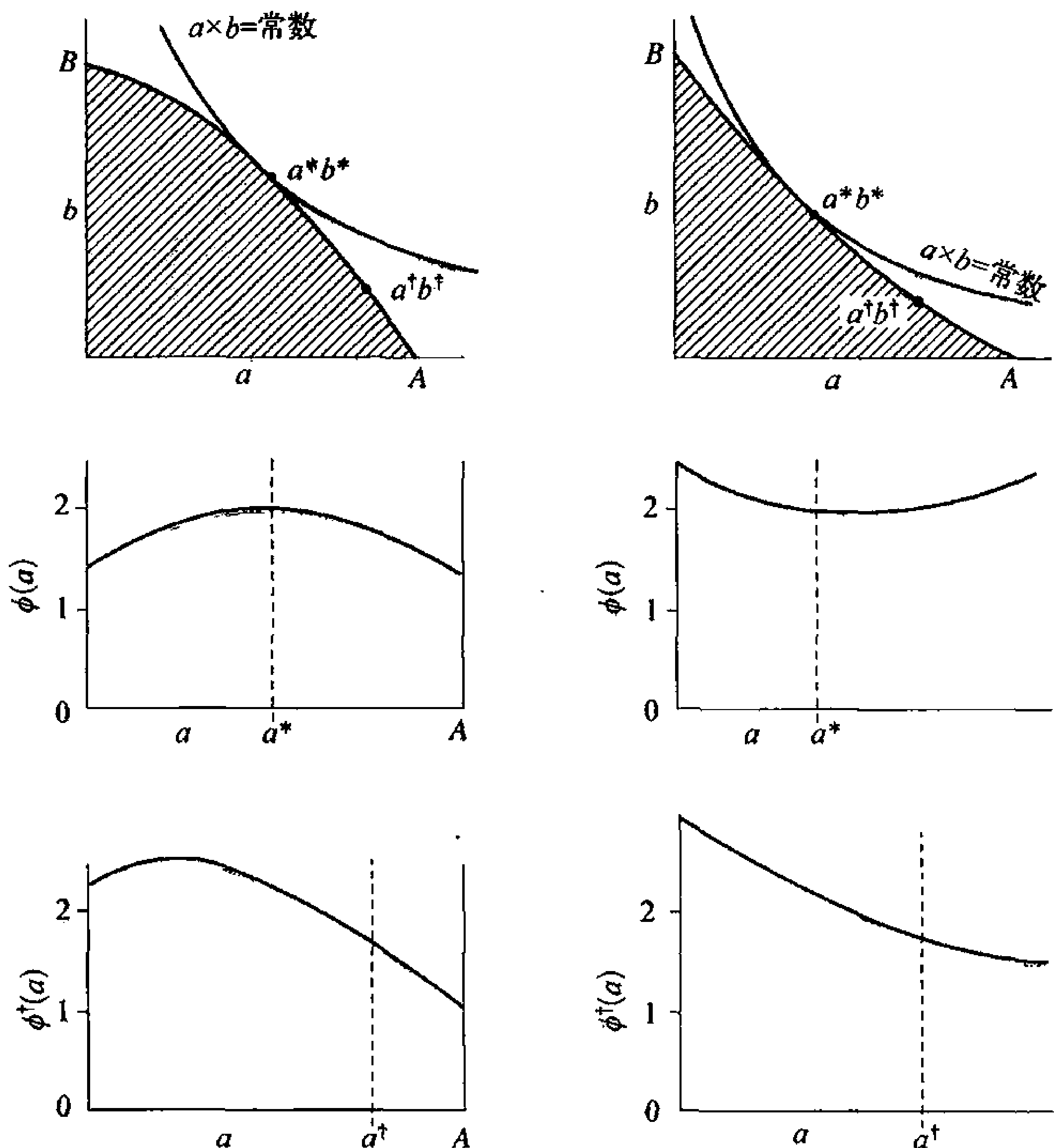


图 6 性别比博弈。左边的三个图表示凸表现型集合的情形，右边的三个图表示凹表现型集合的情形；最上边的两个图表示适应度集合，阴影部分表示可能的家系的集合；中间的两个图表示以 a 为自变量的函数 $\phi(a)=a/a^*+b/b^*$；最底部的两个图表示以 a 为自变量的函数 $\phi^\dagger(a)=a/a^\dagger+b/b^\dagger$。其中，$a$ 表示雄性子代的数量，b 表示雌性子代的数量；A 和 B 表示在单一性别的家系中可能的雄性子代和雌性子代的最大数量；a^*，b^* 使乘积 $a\times b$ 达到最大；$a^\dagger b^\dagger$ 表示处于表现型集合边界上的另一个可供选择的点。

考虑一个显性的突变异种 m，它改变了上述性别比，如表 8 所示。现在的问题便是去寻找一个不能够被任何突变异种所侵害的 $a^* b^*$ 组合。我们只需考虑突变异种处于表现型集合边界上时的情况。

表 8 性别比演化的基因模型

亲代的基因型		子代的数量	
母本	父本	雄性	雌性
$+/+$	任意	a^*	b^*
$+/m$ 或 m/m	任意	a	b

令 $+/m$ 雄性个体的频率为 p，$+/m$ 雌性个体的频率为 P。由于 m 很小且交配是随机的，我们可以忽略基因型 m/m 和 $+/m \times +/m$ 形式的交配。我们现在可以分别写出三种交配类型的频率及其生产的后代的数目，如表 9 所示。

表 9 性别比演化

交配类型		频率	子代的数量			
			雄性		雌性	
母本	父本		$+/m$	$+/+$	$+/m$	$+/+$
$+/m$	$+/+$	P	$a/2$	$a/2$	$b/2$	$b/2$
$+/+$	$+/m$	p	$a^*/2$	$a^*/2$	$b^*/2$	$b^*/2$
$+/+$	$+/+$	$1-P-p$	—	a^*	—	b^*

分别用 p' 和 P' 表示 $+/m$ 的雄性和雌性的频率，那么在下一代中，我们有：

$$p' = \frac{1}{2} \cdot \frac{a}{a^*} P + \frac{1}{2} p \tag{4.4a}$$

$$P' = \frac{1}{2} \cdot \frac{b}{b^*} P + \frac{1}{2} p \tag{4.4b}$$

将上述方程相加得到：

$$(p'+P')=p+P+RP\text{，其中 } R=\frac{1}{2}\left(\frac{a}{a^*}+\frac{b}{b^*}\right)-1 \tag{4.5}$$

注意到当 $a=a^*$ 且 $b=b^*$ 时，$R=0$。那就是说，如果基因突变不改变基因型，$p+P$ 的值是不会改变的，这一点仅仅是使我们坚信在推导公式(4.4a，b)中没有错误产生。

我们寻找这样的 a^* 和 b^* 使得对任何不同于 a^*b^* 的基因突变 ab 都有 $R<0$。如果我们找到了这样的一个 a^*b^*，这将是不可侵犯的。

令 $a/a^*+b/b^*\phi(a)$，且令 $f(a)$ 为表现型集合的边界。那么，如果我们考虑处于集合边界上的一系列点的话，稳定性要求当 $a=a^*$ 且 $b=b^*$ 时，ϕ 达到最大。因为如果对于任意的 a 有 $\phi(a)>\phi(a^*)$，那么一个 ab 的突变异种就可以侵害一个 a^*b^* 的总体。因此，稳定性条件如下所述：

$$[\partial\phi(a)/\partial a]_{a=a^*}=0 \tag{4.6a}$$

且
$$[\partial^2\phi(a)/\partial a^2]_{a=a^*}<0 \tag{4.6b}$$

考虑(4.6a)我们可以得到：$b^*+a^*f'(a)=0$，这个式子在边界上的一点处成立，在这一点乘积 $a\times b$ 达到最大，如图 6 所示。与 MacArthur (1965)所得到的结果相比，这是一个更为正规的推导。

注意到方程(4.6a)仅仅保证了驻点的静止性，而不是稳定性。对于稳定性，条件(4.6b)给出：

$$[\partial^2\phi(a)/\partial a^2]_{a=a^*}<0$$

这表明，表现型集合必须是凸的。严格地说，这一条件仅仅要求表性集合在靠近 a^*b^* 处具有局部凸性，且仅仅保证了能抗拒具有较小表现型效应的突变异种侵害的稳定性。全局稳定性问题可以通过绘图的方法进行很好的分析。

在图 6 中，最上边的两幅图分别表示了表现型集合为凸(左图)和凹(右图)的两种情形，并且分别在图中显示了使得 $a\times b$ 达到最大的驻点

a^*b^*，以及在边界上另一个可供选择的点 $a^\dagger b^\dagger$。在图 6 的中间的两幅图中，函数 $\phi(a)$以 a 为自变量绘制成图。对于凸的表现型集，当 $a=a^*$ 时，$\phi(a)$达到最大，没有一个满足 $0<a<A$ 的 a 值，能够产生一个比 $\phi(a^*)$更大的 $\phi(a)$。这意味着处于 a^*b^* 的种群将不能被任何突变异种所侵害。而对于凹的表现型集，当 $a=a^*$ 时，$\phi(a)$达到最小。一个处于 a^*b^* 的种群将被边界上的任何突变异种所侵害。具体而言，这样的种群将被只生产一种性别的子代的雌性个体所侵害，这些子代要么都是雄性，要么都是雌性。对于凹的表现型集合，很容易看到处于稳定状态的种群是由等量的雄性子代生产者$(A, 0)$以及雌性子代生产者$(0, B)$所构成的。

为了完成对凸表现型集和凹表现型集两种情形的比较，图 6 中的最后两幅图表示了函数 $\phi^\dagger(a)=a/a^\dagger+b/b^\dagger$，它是 a 的一个函数。注意到无论适应度集是什么样的形式，总是能够找到使得 $\phi^\dagger(a)>\phi^\dagger(a^\dagger)$成立的 a 的值。这就意味着在总是存在能够侵害 $a^\dagger b^\dagger$种群的突变异种。

我们很自然地将图 6(顶部)中的表现型 a^*b^* 归之于 ESS，因为它是从一个由表现型集合所定义的可能策略集合中取得，并且它具有不被任何突变基因所侵害的性质。但是，这样的 ESS 不能再从条件(2.4a, b)中推导得到，而是必须根据基因频率写出递推关系，如果交配并不是随机发生的，那就必须根据不同交配类型写出递推关系。

在刚刚探讨的具体问题中，我们可以从递归关系中得到一个函数 R，它在达致 ESS 时取得最大值。如何去寻找这样的递归关系并从中求得 ESS 往往不是显而易见的。但是，存在一个一般的方法，使得能够在这种类型的递归关系中找到 ESS，这个方法将在附录九中给出。

三、异配生殖的演化问题

不言而喻，异配生殖的来源问题要求将有性两倍体的生殖方式纳入考虑的范围，但是很容易通过博弈的方式对其进行分析(Maynard Smith, 1978)。其中最基本的假设是由 Parker, Baker 和 Smith(1972)提出的，

他们指出如果在下列假设条件满足的情况下，异配生殖的来源问题可以用自然选择的方式来解释：

(1) 生殖在本质上是有性的。包括减数分裂生产的配子，以及随后通过配子融合形成的合子。

(2) 一个合子成活并成为一个配子生殖成体的概率是合子重量的一个增函数。

(3) 生产的配子的总重量被限制在某个 M 值之内，但是 M 值可以是由许多小的配子构成也可以是由几个大的配子构成。

当然，在假设(2)和(3)中所说的"重量"可以被任何有限的资源所替代，比如，蛋白质的含量。

第一个假设明确了我们的目的，我们并不想试图回答为什么生物有机体将有性生殖放在第一位这一较为困难的问题，而是在有性生殖作为给定假设下来分析有利于异配生殖而不利于同配生殖的自然选择力。第四个假设将使问题更容易分析(Maynard Smith, 1978)：

(4) 存在一个最小重量 δ，在这个重量之下，一个细胞将无法有效地行使一个配子的功能。

如果没有第四个假设，就可能得到一个不现实的结论：亲代应该生产数量无限且重量为零的配子。给定这些假设，那么无论是同配生殖还是异配生殖的演化都将取决于联系生存概率和合子大小的函数图形。

在发展这个模型之前，有两点需要讨论。第一，有关异配生殖演化的另一个可供选择的模式最近由 Cosmides 和 Tooby (1981)提出。他们提出配子的大小可以被细胞质的和细胞核的基因所控制。如果那样的话，至少在某些场合下，携带不同细胞质基因的两个配子融合所生成的合子中，其中一个等位基因就会相对于另一个等位基因增加其复制的数量。这个成功的等位基因就是起初在新形成的合子中数量最多的那个等位基因(Birky, 1978)。因此，能使之生产较大配子的细胞质基因在自然选择中将处有利地位，且这一点可以导致不同个体大小的配子的生产。这是一个令人感兴趣并值得进一步探究的想法，但这不是在这里我们要讨论的话题。

需要讨论的第二点是针对 Parker 等人的提议的批评，这一批评是由

Wiese, L, Wiese, W 和 Edward (1979)提出的。这些学者指出,很可能的是配子的双极性比异配生殖出现得更早。在很多有性同配有机体中,配子虽然在形态上不可分辨,但具有两种类型: +和-,这样配子的融合只在不同的两类之间发生。我承认这一点,但是我并不认为这改变了问题的实质。然而,这的确去掉了 Parker (1978)讨论问题中的一个难点。一旦异配生殖出现,那大型配子之间为什么不相互融合而选择与小型配子融合呢? 问题的答案可能是这些大型配子之所以不融合是因为它们具有相同的交配类型。当然,Parker 回应说我们仍然必须解释为什么交配类型的不相容性在异配生殖的生物有机体中没有遭到破坏。

在下文中,我接受 Wiese 等人的观点,并假设在同配生殖和异配生殖中都存在两种交配类型分别用"正"和"负"来表示。事实上,在开始理论上的分析之前有必要回顾一下相关的实际数据。在衣藻的三种类型 C. reinhardti, C. chlamydogama 和 C. moewusii 之中,配子主要由一个单倍体细胞的两次(或三次)有丝分裂生产出来,生产出四个(或八个)小的双鞭毛的配子。然而在所有的三种衣藻中,较大的配子也可以由不可分裂的细胞来生成。由一个给定的无性系(clone)所生产的所有配子必具有相同的交配类型,但可以具有不同的大小。异配融合于是就在大型的正配子和小型的负配子之间产生,反之亦然。其他衣藻的种类主要都是异配生殖的,并由不同的无性系生产出大的和小的配子。在衣藻的极端形式 C. pseudogigantea 中,大的配子是没有鞭毛的。

这些观察都表明存在以下几个演化阶段:

第一阶段: 所有的无性系都生产形态上相同的配子,但有一些只生产正配子而另一些生产负配子;

第二阶段: 所有的无性系既生产大的配子又生产小的配子,但由一个无性系生产的所有配子都具有相同的交配类型;

第三阶段: 一些无性系专门生产大型配子,而另一些专门生产小型配子;

第四阶段: 配子进一步分化,并出现第二性征。

这本质上是一种雌雄异体的模式,Wiese, L (1981)描述了另一个可

供选择的雌雄同体的异配生殖路径。

现在我们把分析转向一个数学模型，这个模型满足上述假设(1)到(4)，令 $S(x)$为一个 x 大小的合子存活并成为一个能够繁殖的成体的概率。$S(x)$是 x 的一个增函数，其最大值为 1，最小值为 $S(0)=0$。一个成体可以生产 n 个大小都是 m 的配子，并受制于下列约束：

$$nm = M \text{（其中 } M \text{ 为常数）} \tag{4.7}$$

基于这些假设，我们现在可以问：

一个只生产可能存在的最小配子的种群是否是演化稳定的？

在一个个体成员都生产大小为 δ 的配子的种群中，一个典型的个体能生产 M/δ 个配子。一个典型合子的重量为 2δ。因此，如果我们根据能够存活并成为成体的子代数量来度量适应度的话，那么一个典型个体的适应度为：

$$W_\delta = \frac{M}{\delta}S(2\delta)$$

现在考虑一个突变异种，它能生产大小为 $m(m>\delta)$的配子。这些配子可以和大小为 δ 且与其交配类型相反的配子融合。因此

$$W_m = \frac{M}{m}S(m+\delta)$$

所以一个生产 δ 配子的种群是演化稳定的，如果对于任何 $m>\delta$ 满足：

$$\frac{M}{\delta}S(2\delta) > \frac{M}{m}S(m+\delta)$$

即

$$\frac{S(2\delta)}{\delta} > \frac{S(m+\delta)}{m} \tag{4.8}$$

图 7a 表示满足表达式(4.8)的函数 S 一个形式，而图 7b 则表示不满足(4.8)的一个函数形式。图 7a 代表了一个同配生殖种群初始的状态，在这个种群中，配子与那些正好能够有效运行其功能的配子一样小，且雄性是第一性别。

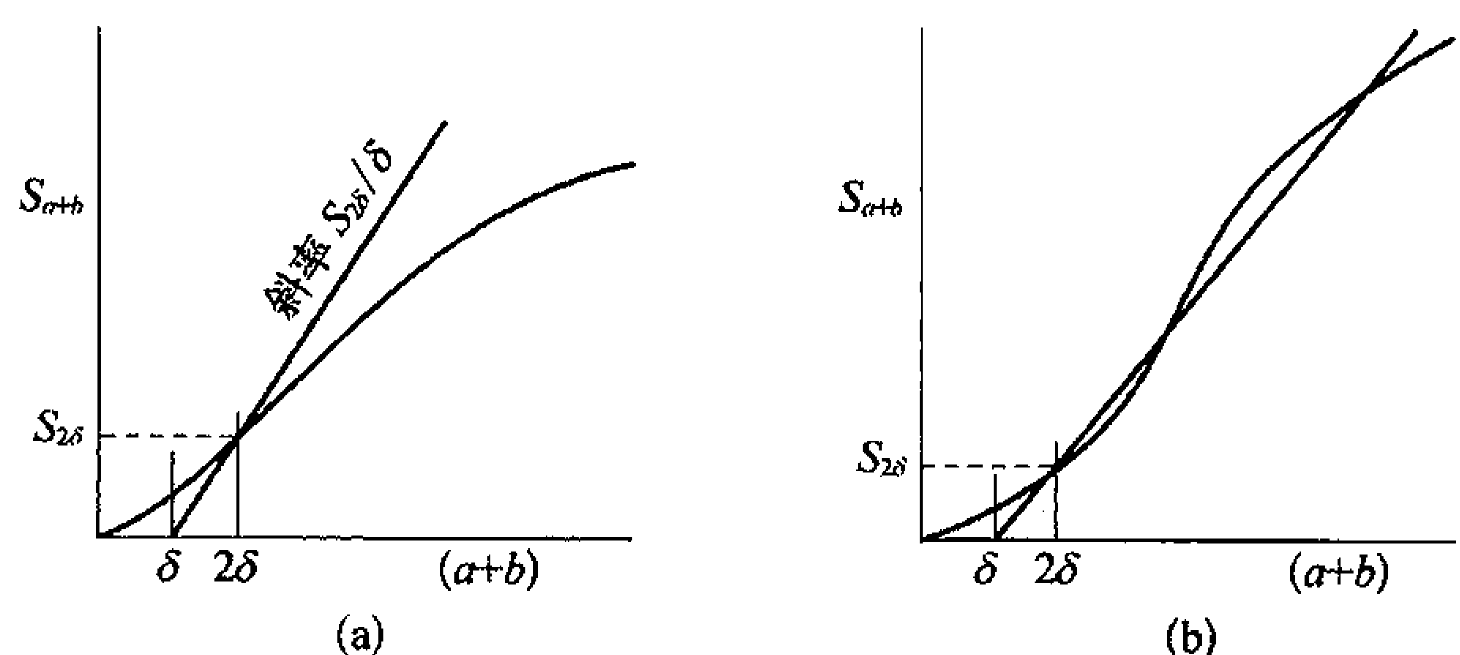


图 7 合子存活概率 S，是合子自身大小$(a+b)$的一个函数。其中，(a)图表示小型合子的生产是演化稳定的情形；(b)图表示小型合子的生产并非是演化稳定的情形。其中，δ 表示可能存在的合子大小的最小值。

当一个成体的大小相对于 δ 有所增长时，在图 7a 中的生存函数的类型很可能被图 7b 中的类型所取代。在这个时候，一个大型配子生产者所组成的无性系将能够侵害种群。此时是否会导致这些大型配子生产者转变为异配生殖，或转变为同配生殖的一个新的类型呢？为了回答这个问题，我们首先寻找大型配子的大小 m^*，使得其对于具有较小表现型效应的突变异种的侵害仍能够保持稳定，然后接着探索一个生产 m^* 配子的种群是否能够被一个生产 δ 配子的种群所侵害。于是我们可以问：

具有局部稳定性的配子大小 m^* 是多少？

考虑一个突变异种无性系，它在一个由 m^* 配子生产者构成的种群中生产大小为 m 的配子。那么一个 m 配子生产者所获得的适应度为：

$$W_m = \frac{M}{m} S(m+m^*)$$

为了找到 ESS，我们将采用附录九中所表述方法。于是，

$$\frac{\partial W_m}{\partial m} = \frac{M}{m}\frac{\partial S(m+m^*)}{\partial m} - \frac{M}{m^2} S(m+m^*)$$

并且如果 m^* 构成一个 ESS，那么当 $m = m^*$ 时，W_m 必须达到最大，即：

$$\left(\frac{\partial W_m}{\partial m}\right)_{m=m^*} = 0$$

即 $$[\partial S(m+m^*)/\partial m]_{m=m^*} = S(2m^*)/m^* \tag{4.9}$$

这个一阶条件在图 8 中以图形的方式表示了出来。注意到一个具有局部稳定性的 m^* 值并非一定存在。仅当在某些点处，$S(x)$在 x 处的斜率比 2 $S(x)/x$ 来的大时，这样的 m^* 值才会存在。

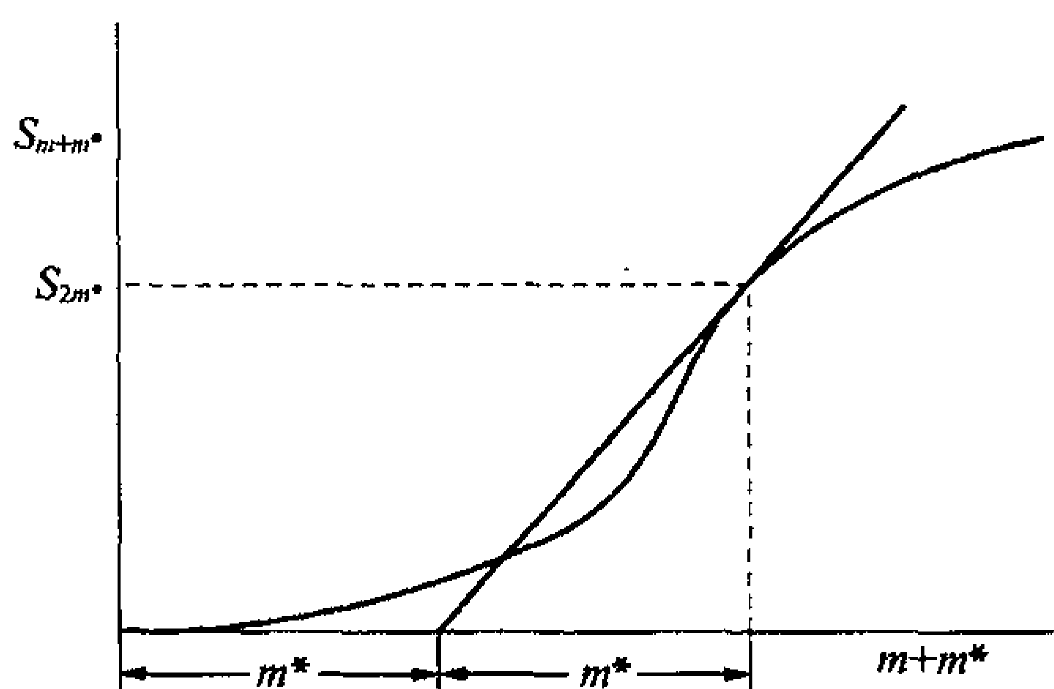


图 8 m^* 大小的配子生产演化稳定的条件，其能够抵抗具有较小表现型效应的突变异种的侵害。其他符号的说明，见文中相关部分。

然而，如果假设这样的一个具有局部稳定性的 m^* 值不存在。下面的问题依然存在：

一个由 m^* 配子生产者所构成的种群是否能够抵抗一个 δ 配子生产者的侵害？

m^* 的稳定性要求 $W_{m^*} > W_\delta$，那就是说：

$$\frac{M}{m^*}S(2m^*) > \frac{M}{\delta}S(m^*+\delta)$$

即 $$\frac{S(2m^*)}{m^*} > \frac{S(m^*+\delta)}{\delta} \tag{4.10}$$

这个条件在图解 9b 中被阐明。函数 $S(x)$的形式并不是似是而非的。针对 δ,m^* 能够稳定，那必须满足下面这个条件：如果 $2m^*$ 是一个

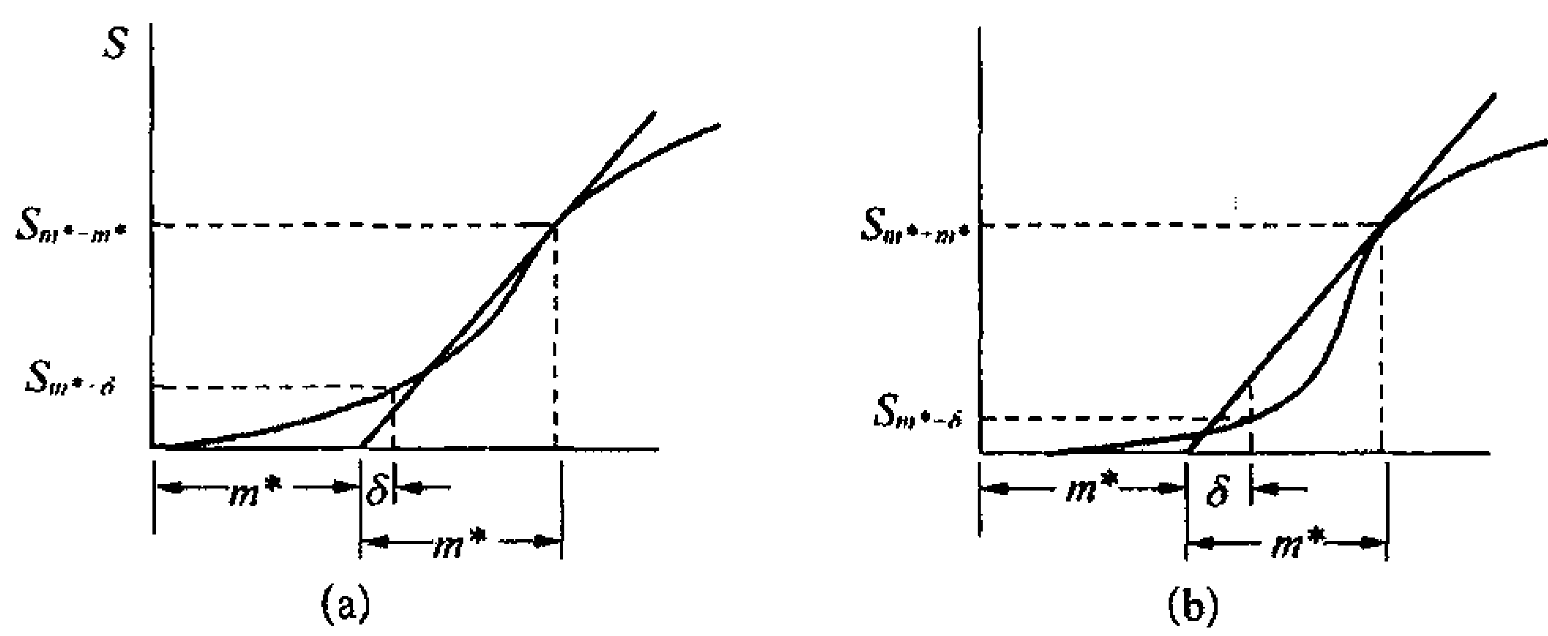


图 9 大型配子生产的生存可能性曲线。(a)图表示不稳定的情形,而(b)图表示稳定的情形。图中符号的说明与图 7 和图 8 一致。

合子最优的大小,那么一个这样一半大的合子生存的概率几乎为零。在图 9a 中,给定的更为似是而非的函数 $S(x)$的形式,δ 配子生产者就可以侵害整个种群。另外,如果条件(4.8)是不正确的,于是一个由 δ 配子生产者所构成的种群也可以被侵害,那么小型合子生产者和大型合子生产者就将共同存在,这样种群将是异配生殖的。

图 10 展示了生存可能性曲线 $S(x)$的三种形式,曲线 10a 表示小型配子的同配生殖,并且我认为是原始状态;曲线 10b 表示异配生殖的情形;曲线 10c 表示大型配子生产中选择得到的同配生殖,但这在现实中可能永远不会出现。

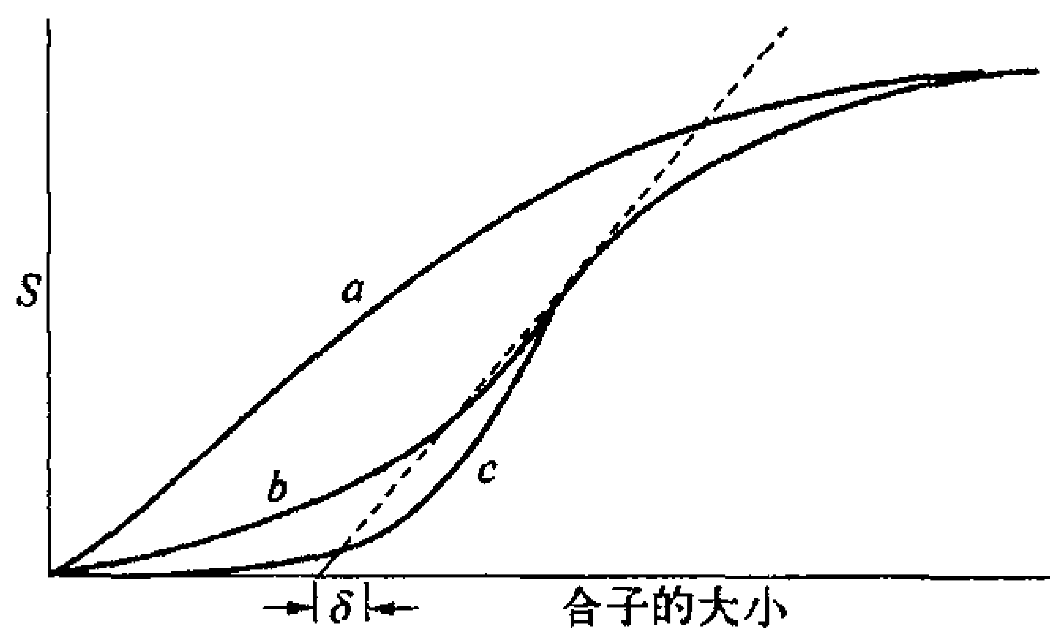


图 10 三条生存可能性曲线 S,以合子大小为自变量。曲线(a)表示小型配子生产稳定状态;曲线(b)表示异配生殖稳定性状态;曲线(c)表示大型配子生产稳定状态。其中,δ 表示可能存在的合子大小的最小值。

第五章　ESS 策略

Dawkins (1980)曾强调了 ESS 和“发育稳定策略(DSS)”以及“文化稳定策略(CSS)”之间的相似性。一个 CSS 背后的思想非常简单,那就是代与代之间的关联可能是文化上的而不是基于遗传：儿童总是从他们的父母那里,或是从上一代的其他亲属那里学习怎么做事情,而不是向控制他们行为的基因学习。Feldman 和 Cavalli-Sforza (1976)以及 Lumsden 和 Wilson (1981)正式地分析了文化遗传问题。在本书的第十三章中,我们将从博弈论的角度来考虑这个问题。而这一章则致力于考察发育稳定策略的问题,在这种策略中,其与遗传相类似之处便是学习,而不是文化传播。

Dawkins 曾用来阐释 DSS 的思想的例子是那么的切中要害以至于我在此无法不借来使用。Baldwin 和 Meese (1979)研究了在一个斯金纳箱(skinner box)中两只猪的行为,试验是这样设计的：当按下箱子一端的控制开关时,食物便会在箱子的另一端分发。他们发现在那些试验中,两只猪逐渐形成了一种固定的行为模式,占优势地位的那只大猪总是踩下控制开关后再奔向食物的分发口,而居于从属地位的那只小猪则一直等在食物的分发口。这样稳定的行为模式的形成主要基于以下理由：假设在每一次按下控制开关后都能分发足够的食物,以保

证在大猪到达的时候仍有剩余,这样大猪由于按了开关而受到了奖励,但更显然的是,小猪则由于在事物分发口处等待而受到了奖励。如果将两只猪的行为调换过来,那么这将是不稳定的。小猪不会由于按控制开关而受到奖励,因为大猪会挡住小猪让它吃不到食物。更令人感到矛盾的是,即使所分发的食物使得小猪比大猪吃得更多,所观察到的上述行为仍然是稳定的。

我们很容易构建一个虚拟的例子,在这个例子中相似的行为是由遗传决定而不是从学习中获得。Harley (1981)对学习和演化之间的相似性问题做过更为深入的研究,本章的剩余部分就基于他的研究工作。因为在学习和演化之间不但存在某种形式的类似(analogy),而且还存在一种因果联系,所以问题变得较为复杂。学习也是不断演化的,于是我们可以问:怎样的学习规则将是演化稳定的。Harley 的核心结论就是,对于一个相当一般性的模型,那些演化的学习规则正是能够在一个世代的时间内将一个种群引致 ESS 频率的那些规则。

我们假设一个动物在其一生的时间内参与了许多种类的博弈,并且每一种博弈都进行很多次,就像人类一样,一个人会参与下棋、打网球以及玩单人纸牌游戏,每一种博弈都会进行很多次。这样一个动物参与了"饲料博弈"、"交配博弈"、"啄食顺序博弈"等等。因为在只玩一次的博弈中很可能不存在学习效应,我们只关注那些经常碰到的博弈类型。这些博弈有很多个种类,如下所述:

(1) 频率独立型博弈。那就是"与自然的博弈",在这种博弈中,采取一个策略所得的回报独立于这个策略被采取的频率。

(2) 频率依赖型博弈。

(a) 个人博弈,即这些博弈的回报都不依赖于种群中其他成员所采取的行动,但的确依赖于参与博弈的个体采取不同行为的频率。

(b) 种群博弈,即这些博弈的回报的确依赖于种群中其他成员所采取的行动。

虽然这些不同种类的博弈背后的逻辑千变万化,但我们没有理由去假设一个动物能够知道它所参与的是哪种类型的博弈。于是,一个动物

只知道自己是在争夺食物、争偶交配，还是在竞争主导地位，但是不知道所参与博弈的支付矩阵是否是频率依赖的。用拟人化的语言讲，一个争夺食物的动物将根据以前争夺食物的经验来调整自身的行为，而不是根据以前争夺配偶交配的经验，但是在这两种情形下，它都会使用相同的规则进行调整，即相同的"学习规则(learning rule)"。

种群博弈可以采取多种多样的形式。在 Harley 的模型中，他假设个体随机地进行配对，参与一对一的竞争，并根据它们所获得的回报及其学习规则来调整它们的策略，然后再随机地配对与新的对手展开竞争，这个过程将一直持续下去，直到个体所选策略的概率分布达致一个稳定的状态为止。正如在演化的情形中一样，如果一个个体是"全面树敌"的，则动态变化情况是相似的。一个例子就是 Brockmann 等人(1979，见第 51 页)所研究的掘土蜂自己"挖掘洞穴"与"入侵其他掘土蜂洞穴"的博弈，虽然令人感到惊奇的是，看上去在这个博弈中个体并没有进行学习。

我怀疑 Harley 的模型应用在全面树敌的博弈中比起应用在成对的竞争中来得更为合适，这个猜想基于以下一些理由：在一个成对的竞争中，正如 Baldwin 和 Meese 的大猪和小猪间的博弈，个体常常将与同一个对手进行多次博弈。如果对个体差异的识别是可能的，那么一个动物可以把与不同的对手竞争看成不同的博弈，并且形成针对不同对手的有差异的策略。因此，现在我们可以把种群博弈看成全面树敌的，或者是面对了一列随机的对手。以后(第 45 页)，当我们发现了适合于这样的种群博弈的学习规则时，我将讨论都采取学习规则的两个动物在参与它们两者间的一系列竞争中所会发生的情况。

首先，我们必须清晰地区分两个概念："演化稳定学习规则(ES learning rule)"和"演化稳定策略的学习规则(rule for ESS's)"。

一个"演化稳定学习规则"，或简称"ES 学习规则"，是这样一个规则：采取这样规则的个体所构成的种群在演化的过程中不可能被采取不同学习规则的突变基因所侵犯。因此，具有演化稳定性的学习规划，与其他稳定战略具有同样意义，这一规则同样满足(2.9)式定义的替代性学习规则的集合。

一个"演化稳定策略的学习规则"则是这样一个规则：对一个特定的博弈或一些博弈，这个规则将在一个世代的学习时间内，把一个初始没有经验的种群带到 ESS 频率。

第一点需要说明的便是，当个体参与具有相同纯策略集合的频率独立型博弈时，一个 ESS 的规则也是将个体引致一个最优策略的规则。设想一个种群中的所有个体都具有同样的学习规则，参与一个博弈并具有纯策略集合{A、B、C…}，假设整个种群并不处于 ESS，但是在其所在状态下，纯策略 A 与其他策略相比有更高的回报。如果学习规则的目的是将种群带到 ESS 状态，那么它必须使得在下一轮博弈时采取 A 策略的概率得以增加。显然这样的一个学习规则将在一个频率独立的博弈中把一个种群带到最优策略状态。

现在我们准备来对付 Harley 的定理，这一定理断言如果存在一个 ES 学习规则，那么这个规则也必然是 ESS 的规则。为了证明这一点，我们必须先做一些假设：

(1) 在一个动物一生的时间中，它参与了一个或几个不同类型的博弈，这些博弈可以是频率独立的与其他对手的博弈，也可以是频率依赖或频率独立的与自然的博弈。

(2) 所有参与的博弈都存在一个 ESS(或一个最优解)。

(3) 每一个博弈都进行很多次，这样达到稳定状态之后所获得的回报比在学习过程中所获得的回报更具重要性。

(4) 在这些博弈中，至少存在一个 ESS 的学习规则。

令 I 表示一个学习规则，且这个学习规则在所有的博弈中都不能将种群带到 ESS，无论是对博弈 1、2、3…还是对博弈 n、n+1…考虑这样一个种群，采取规则 I 的动物被采取规则 J 的突变异种所侵害，且 J 正是一个 ESS 的学习规则(注意，由假设(4)这样的规则至少有一个存在)。在博弈 1、2、3…中，种群将会达到某一个非 ESS 的状态，这就说明存在某个行动 X，使得其所带来的回报高于种群中的典型个体所获得的回报。对于突变异种 J 而言，这便向它表明了这是一个具有最优策略 X 的频率独立的博弈，正如我们所预料的那样，这个突变异种 J 会进行学习并采取策

略 X。因此，在博弈 1、2、3…中，一旦达到一个稳定的状态，J 就会比 I 做得更好，而在以后的博弈 n、$n+1$…中，I 和 J 都同样的合适。因此 J 比 I 更为合适，于是 I 不可能成为一个 ESS。

这就表明，如果 ES 学习规则存在，那么它一定也是一个 ESS 的学习规则。

我们现在需要对这一命题进行证明。ES 学习规则不会导致特定行为的完全丧失或固化。于是我们假设，对一个特定的博弈，其 ESS 便是"总是采取 A 策略"，于是行为 A 应该会从遗传上变得固定，这里没有任何学习的影子。如果学习效应被保留下来，这大概是由于博弈的回报在空间或时间上存在变化。这样，ES 学习规则将把种群带到 ESS 这一猜想则必须做些修正，那就是要在这个猜想后面加上"除了当 ESS 是一个纯策略的情况，或 ESS 不包含某些特定的策略的情形，在这种情形下，学习规则将导致个体以极低的频率采取这些未被包含于 ESS 内的策略"。正如 Darwin 所建议的那样，为了以防万一，偶尔也需要做一个愚蠢的试验。

在确定了一个 ES 学习规则必须具备的性质之后，我们现在可以讨论这些规则的类型这样的问题。

对于每一个博弈，每个参与其中的动物都有一个可能行为的集合，或说是行动 B_i($i=1, 2, \cdots, n$; $n\geqslant 2$)所构成的集合。$P_i(t)$表示一个动物在第 t 次试验中采取行动 B_i 所得到的回报(即适应度的增量)；如果在第 t 次试验中采取了有异于 B_i 的行动，那么 $P_i(t)=0$。设在第 t 次试验中采取行动 B_i 的概率为 $f_i(t)$，那么对于每一个博弈，学习规则就是把这 n 个概率值 $f_i(t)$定义为前期所获回报 $P_i(\tau)$(其中 $\tau<t$)的函数。

Harley 证明了以下性质：当一个具有 ES 学习规则的种群达到一种均衡状态，采取行动 B_i 的概率就相等于从开始到现在采取行动 B_i 所获得的回报总额除以采取所有可能的行动所获得的回报总额。更正式地我们有：

$$f_i(t)_{t\to\infty} \to \sum_{\tau=1}^{t-1} P_i(\tau) \Big/ \sum_{i=1}^{n} \sum_{\tau=1}^{t-1} P_i(\tau) \tag{5.1}$$

注意到采取行动 B_i 的概率是总回报的一个比例，而不是每次行动所得回报的一个比例。

上述性质的证明如下所述：令 t_i 为在 t 次试验中采取行动 B_i 的总次数（$t=\sum t_i$），并令 $E[P_i(t)]$ 为在第 t 次试验中给定采取行动 B_i 的情况下所得到的期望回报。在一个充分长的试验序列中

$$f_i(t) \to t_i/t, \text{且 } E[P_i(t)] \to \sum_{\tau=1}^{t-1} P_i(\tau)/t_i$$

从 Bishop-Canning 定理（见附录三）可知：$E[P_i(t)]=E[P_j(t)]$，i，j 属于构成 ESS 的任意两个纯策略。如果这个竞争的期望回报是 C，那么有：

$$\sum_{\tau=1}^{t-1} P_i(\tau) \to t_i C$$

于是有：
$$f_i(t) \to \sum_{\tau=1}^{t-1} P_i(\tau)/Ct$$

又因为：
$$\sum_{i=1}^{n} f_i(t) = 1$$

于是有：
$$Ct = \sum_{i=1}^{n}\sum_{\tau=1}^{t-1} P_i(\tau)$$

这样我们就得到了表达式(5.1)。

为了使这个表达式更具内涵，我们先假想一个种群，进行具有三个纯策略的博弈，这个博弈的 ESS 是 $\frac{2}{3}A$、$\frac{1}{3}B$ 和 $0C$。在均衡状态下，动物采取策略 A 的频率将是采取策略 B 的两倍，而且根本不会采取策略 C。因此由实施策略 A 所获得的总回报将是由实施 B 所得回报的两倍。应用表达式(5.1)，我们就可以知道一旦总体达到 ESS 状态，学习规则将使得实施各策略所对应的概率不变。

条件(5.1)描述了种群达到 ESS 状态时所表现出的行为，但只要它没有具体设定没有经验的动物应该怎样去行动，那么它本身不能够成为一个 ES 学习规则。Harley 提出，下面这个方法能够求得一个现实的 ES

学习规则：

$$f_i(1) = r_i \Big/ \sum_{i=1}^{n} r_i$$

$$f_i(t) = \frac{r_i + \sum_{\tau=1}^{t-1} m^{t-\tau-1} P_i(\tau)}{\sum_{i=1}^{n} \left[r_i + \sum_{\tau=1}^{t-1} m^{t-\tau-1} P_i(\tau) \right]} \tag{5.2}$$

其中 $0 < m < 1$。

在上述表达式中，r_i 表示对应每一种行为的“剩余价值”。举例说来，比如所有的 r_i 都相等，那么所有行为在第一次试验中便会以相同概率出现。m 表示一个记忆因子，m 越接近于 1，动物便越看重前期的回报。

这样的“相对回报总和(RPS)”学习规则的性质可以更进一步地分为两个方面：第一，我们将描述一个简单的机制，这样一个规则生机的简单机制很容易在化学反应或神经网络条件下得到实现。阐明这个机制一方面是为了展示存在一个这样的规则的假设并不是不切实际的，另一方面是为了让那些没有很高数学才能而仅有些数学常识的人能够更好地洞悉所发生的一切。第二，采取这种学习规则的动物的行为将会在很多种类型的博弈中被模仿。

图 11 表示了 RPS 学习规则的一个可能的内在机制，对于具有两种行为(B_1 和 B_2)的博弈，在每一次试验中，行动的选择依赖于两个细胞中某种物质的浓度 S_1 和 S_2，采取 B_1 和 B_2 的概率分别为 $S_1/(S_1+S_2)$和 $S_2/(S_1+S_2)$。比如，这些细胞是神经细胞，其产生冲动的速率(firing rates)与某种物质的浓度成正比，并且行动的选择依赖于任意的一个刺激之后率先产生冲动的那个神经细胞。行动 B_1 的后果便是细胞 1 增加了 P_1 这么多的重量(相当于博弈的回报)。在两次试验之间的一段时间里，根据一阶化学动力学(chemical kinetics)，S_1 和 S_2 的量将减少，假设分别减少到 mS_1 和 mS_2，并且由于合成作用(synthesis)，S_1 和 S_2 的量分别将增加$(1-m)r_1$ 和$(1-m)r_2$。这里 r_1 和 r_2 分别表示有利于行动 B_1 和 B_2 的一个自然的偏差(unlearnt bias)。当不存在回报时，两个细胞里那

种物质的浓度分别为 r_1 和 r_2。

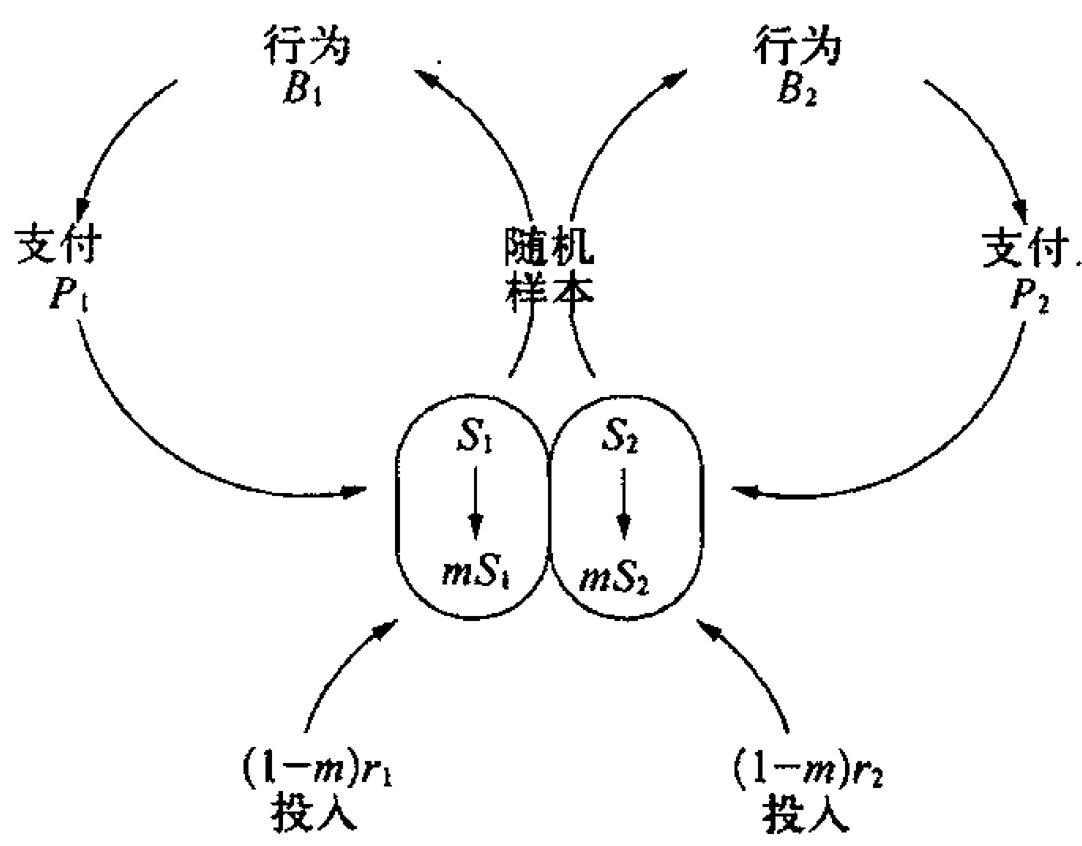


图 11 "相对回报总和(RPS)"学习规则的内在机制。其具体解释见正文(After Harley, 1981)

这个模型是否可以认为是对神经生理学家寻找学习规则的物理实现的一种启发完全取决于主观判断。所假设的化学动力学是简单且华而不实的。但是对于我们现在的目标而言，这个模型足以阐明由表达式(5.1)定义的 RPS 学习规则的性质。

在进一步讨论该模型的模拟问题之前，我们有必要先列示一些我们意料之中的性质：

(1) 模拟行为能够在下列约束下，把一个种群带到 ESS 状态。这个约束是，由于剩余投入 r_i 的存在，没有一种行为会完全地消失。对于一个只有两个行为的博弈，f_i 的上限和下限大约为 m 和 $1-m$。

(2) 离现在较近的试验相比前期的试验对行为具有更大的影响力。m 值越小，对前期试验的记忆就越短。

(3) 初始的行为完全决定于剩余比率 r_i。一个没有经验的动物可能有对某种特定的行为偏向。一个更为复杂精密的规则还允许根据经验来修正这些剩余比率。

(4) 行为变化的速率取决于剩余 r_i 以及回报 P_i 的相对大小。如果剩余值较大，动物将比较缓慢地改变它们起初没有经验的行为，与之形成对照

的是，如果回报值比剩余值来得更大，那么动物会很快适应并以较高的概率采取某一特定的行为。从生物学的角度，其重要性如下所述：剩余表示对一个特定博弈的初始期望回报。如果实际的回报低于它，那么一个动物必然会不断改变它的行为。如果时间回报高于初始期望，那么动物一定会盯住这个有利可图的特定行为，这就等价于改变了其初始的随机行为。

Harley 四种博弈的模拟行为如下：

(1) 两个武装的强盗。这是一个频率依赖的博弈，在这个博弈中，存在两种可能的行为，B_1 和 B_2。这两个行为带来一笔钱财的概率始终不变，而这两个概率值一开始并不为其所知，但是能在试错的过程中被估计出来。在一个足够长的试验序列下，一旦知道了两个概率值，ESS 总是采取具有较高回报概率的那个行为。这是由 RPS 学习规则所造成的，除非一个动物从不把行为完全固定在最优行为上。图 12 表示的就是这样的一个例子。有试验证明脊椎动物的行为就是如此，(Bush 和 Wilson 对圆尾斗鱼的试验，1956；Roberts 对老鼠的试验；以及 Krebs，Kacelnik 和 Taylor 对大山雀的试验)。

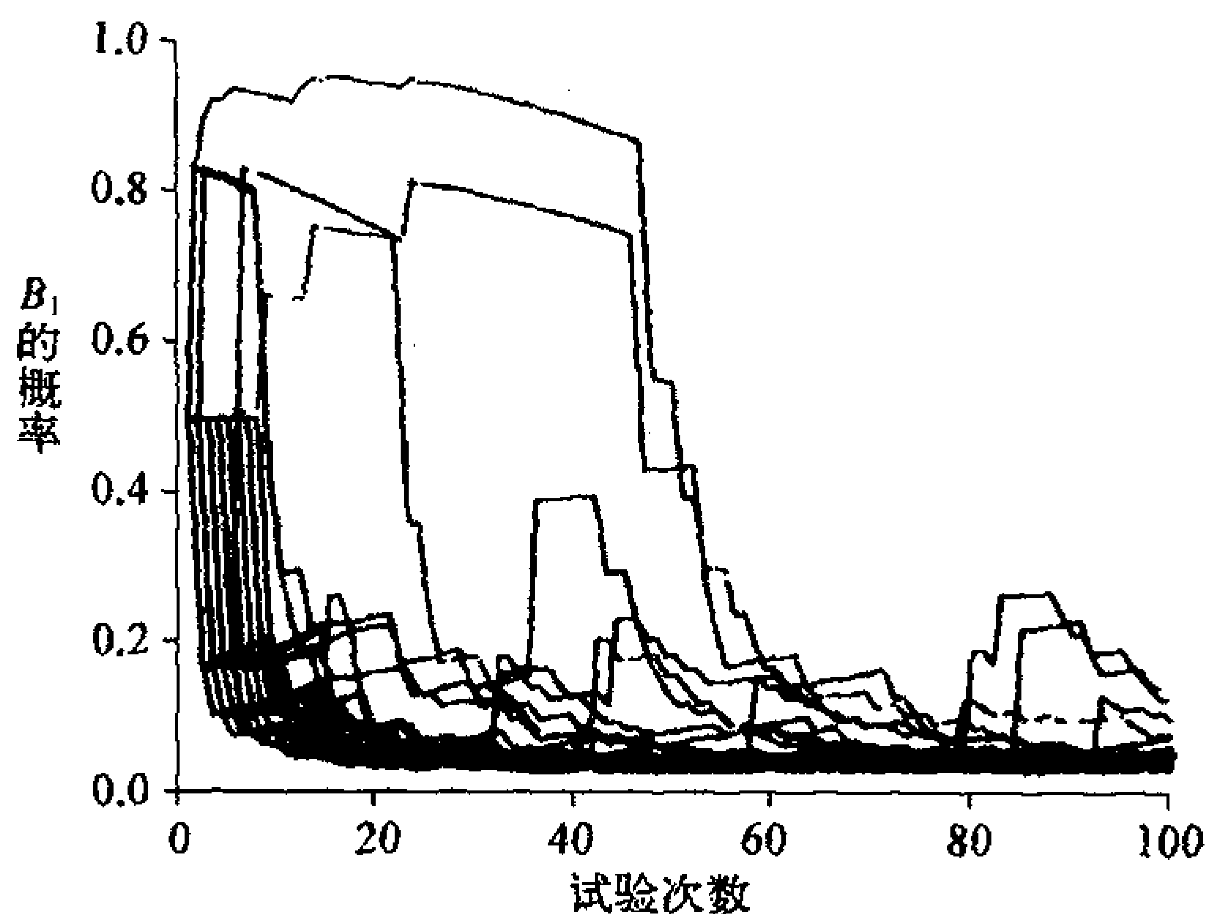


图 12 两个武装的强盗博弈中，对 RPS 学习规则的模拟。B_1 表示采用较低回报概率的武器，采取行为 B_1 的概率在图中表示为试验次数的函数，图中每一条曲线表示 30 个重复试验中的一个。采取不同武器所带来回报的概率值分别为 0.1 和 0.4。剩余值 r_1 和 r_2 等于 0.25，且 $m=0.95$。(After Harley, 1981)

(2) 鹰鸽博弈。图 13 表示由 30 个个体组成的种群进行鹰鸽博弈的模拟行为。种群平均值靠近 ESS,即以 80%的概率采取鸽策略。但是还有相当一部分个体一直采取鹰策略或一直采取鸽策略。这种现象的发生主要是因为在 ESS 状态下,期望回报值是相等的,于是个体没有动机去改变自己的行为。但是也偶然存在一些动物在起初时由于采取一个策略或另一个策略而使自己的境况得到改善。

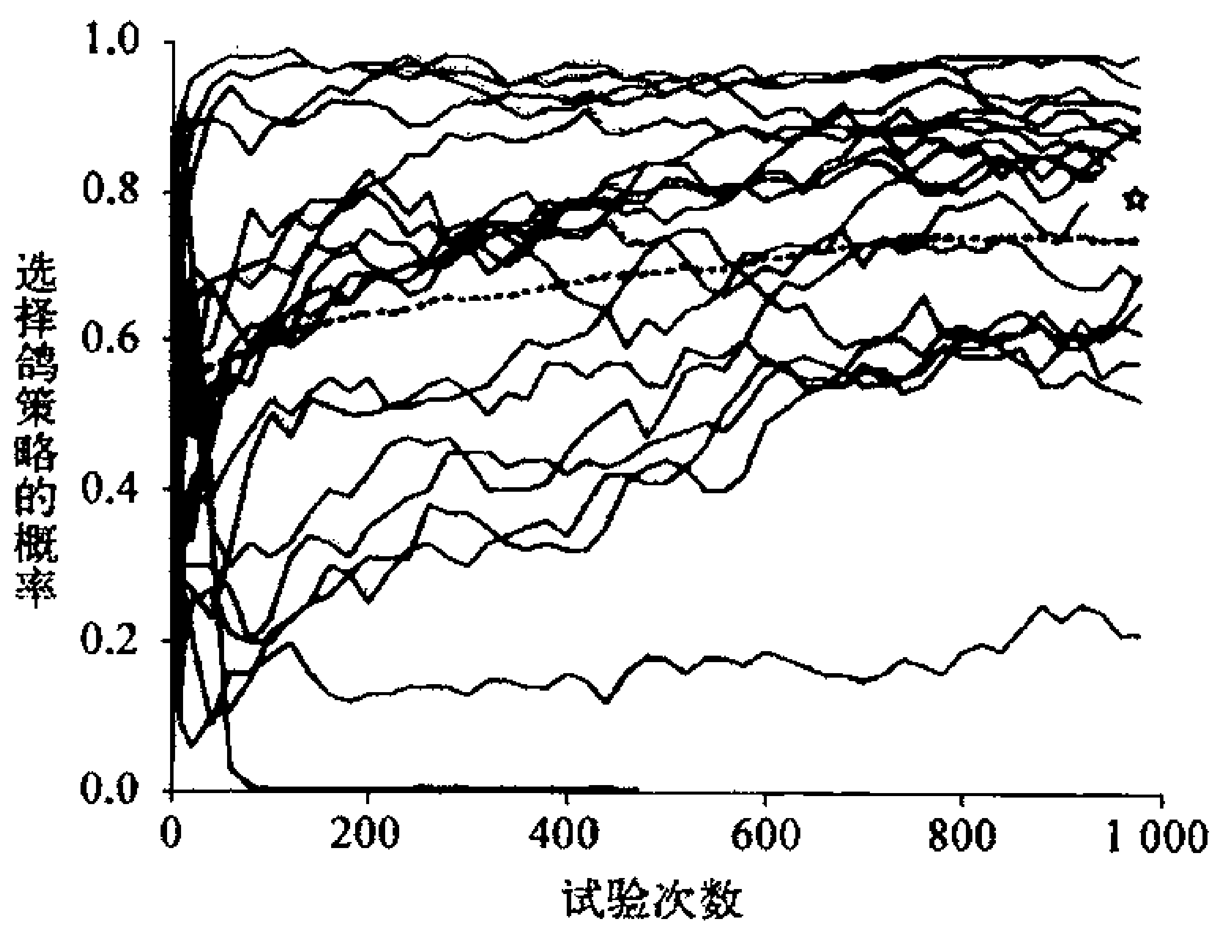


图 13 鹰鸽博弈中,对 RPS 学习规则的模拟。图中的实线表示在一个 30 个个体构成的种群中,20 个个体采取鸽策略的概率;虚线表示种群的平均值。博弈的 ESS 为(☆)$P(D)=0.8$。(After Harley, 1981)

(3) 种群竞食博弈。这是 Milinsky (1979)对刺鱼试验的一个模拟。在鱼缸中有六条鱼,使用丹弗尼鱼食从鱼缸的两端进行喂养,但在鱼缸的一端喂养的频率是另一端的两倍。只有当没有一条刺鱼能够通过改变自身在鱼缸中的位置而获得更多食物的时候,这个博弈的 ESS 才会出现,那就是四条刺鱼处于喂养频率较高的一段,而另两条刺鱼处于另一端。图 14 表示了这种实验的结果。从统计数据上看,刺鱼所处的位置正是根据我们所预测的 ESS 来分布的,或者更精确地说,是根据 Fretwell 和 Lucas (1970)所说的"理想自由分布(ideal free distribution)"来分布其所处位置的。"理想自由分布"这个概念将在本书第七章进行更为深入的讨

论。但是，也如所预料的那样，个别的刺鱼还是会不断地从鱼缸的一端游向另一端，因为动物总是很自然地认为鱼缸两端的相对收益率不会总是保持不变那样。事实上，Milinsky 在每一次实验的过程之中，的确调换过鱼缸两端的喂食频率，而且刺鱼自身位置的分布也相应地对做出了调整。

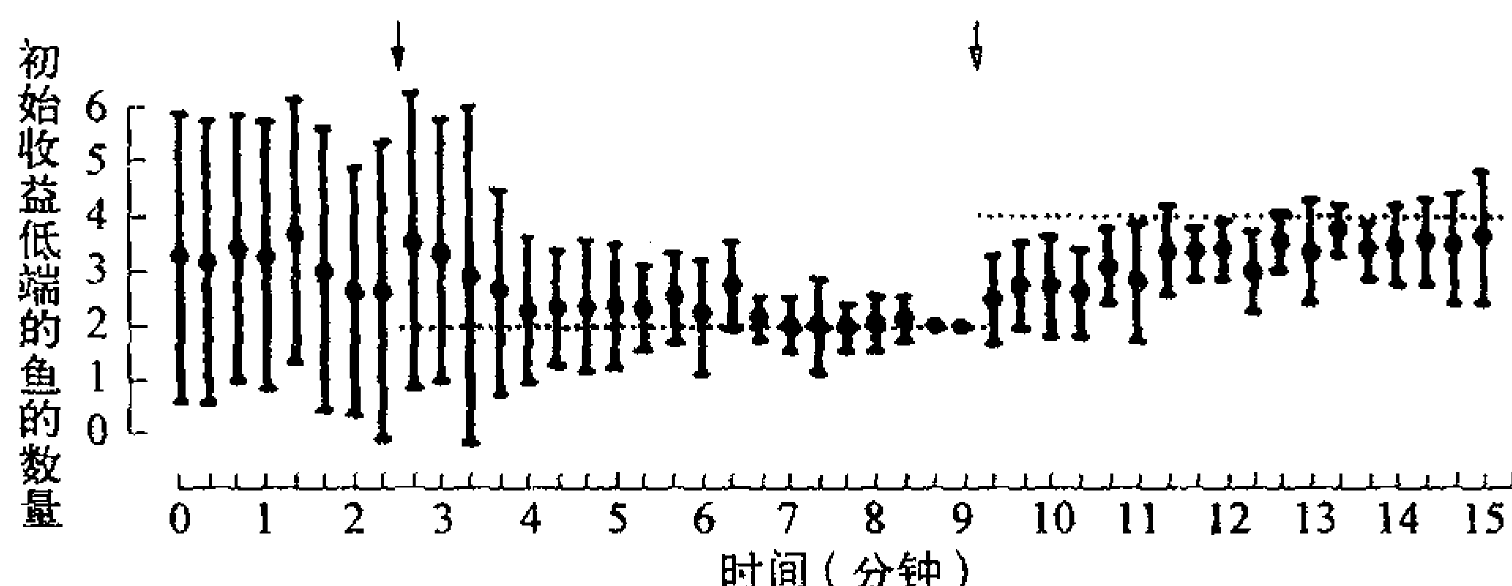


图 14 Milinsky (1979)刺鱼试验的结果。●表示 11 次实验的平均值，每次实验有 6 条刺鱼；图中的短横线表示了标准差。实心箭头表示开始喂食的时刻；空心箭头表示变换两端喂食频率的时刻；虚线表示根据"理想自由分布"预测的位于初始较低收益端的刺鱼数量。

Harley 假设这些鱼具有 RPS 学习规则，模拟了 Milinsky 的刺鱼试验并得到了极其相似的结果。图 15 表示了对实验序列进一步的模拟，表明了剩余值相对于期望回报变化的效应。当剩余值很小时(如图 15b)，动物个体会非常快地把位置固定于一端或另一端；当剩余值较大时(如图 15c)，动物个体将保持较长时间的探索与尝试。但是，在所有的情形下，种群的平均值总是逐渐地向 ESS 靠拢。这幅图阐明了一种预测，这种预测可以在如同 Milinsky 那样设计的刺鱼实验中得到检验。饥饿刺鱼的行为必然如图 15b 所示，而喂饱刺鱼的行为必然如图 15c 所示。虽然，Milinsky 未曾检验过他的预测，但是仍然存在与其预测结果相吻合的数据(Heller 和 Milinsky, 1979)。

(4) 同时发生的可变间距博弈。这个博弈一般在鸽子与实验心理学家之间发生。和两个武装强盗的博弈一样，存在两个可能的策略选择，比如"左端"策略和"右端"策略。每一个策略在每一次试验中，递送一个食物的概率是固定不变的。但是如果在任何试验中动物都选择"左端"策

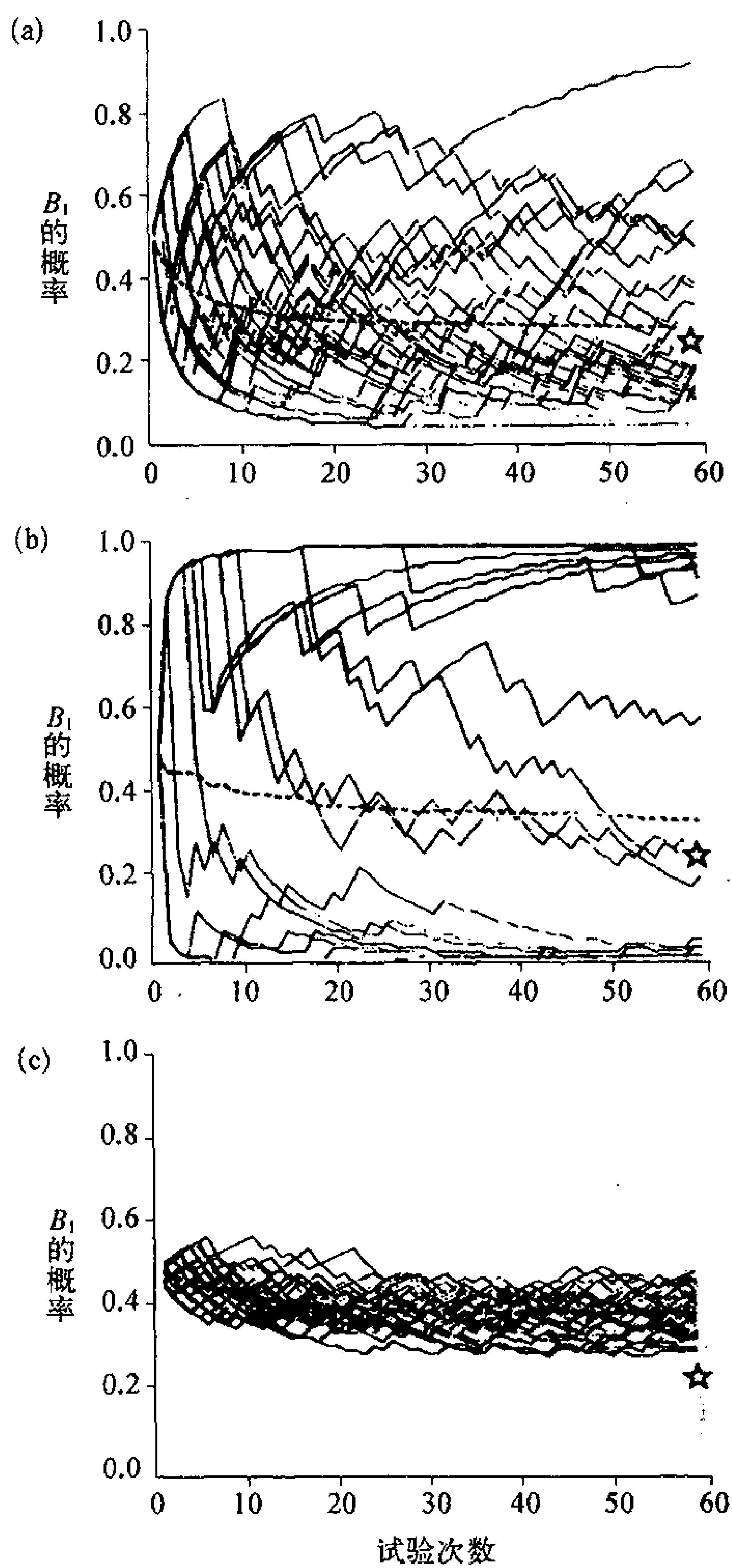


图 15 使用 RPS 学习规则的种群竞食博弈的模拟。实现表示个体行为的平均值；虚线表示种群行为的平均值；☆表示 ESS 状态。期望回报率由剩余值给出，分别为(a) 中等、(b) 较小、(c) 较大 (After Harley, 1981)。

略，右端仍将以其固定的概率递送食物，虽然这一食物对动物而言，既难以获得又不可见。但食物将保存在那里，并在动物下一次选择“右端”策略时获得该食物。并且一旦食物在某一端出现，将没有更多的食物会递送到这一端，直到这些食物被吃掉为止。

这是一个频率依赖类型的个体博弈，尝试这些策略的时间越长，所获回报的概率也就越高。如果补充食物的概率为 p_1 和 p_2，且数值较小，那么很容易得到 ESS，那就是以概率 $p_1/(p_1+p_2)$ 采取策略 1。事实上，动物的确达致了 ESS 状态，且它们的行为与选择策略的概率与其所获得回报成正比这一理论依据相一致(Heyman, 1979)。正如所预料的那样，计算机模拟也显示 RPS 学习规则能够使博弈达致 ESS 状态。这一点需要与两个武装强盗博弈中的“概率匹配(probability matching)”区别开来，“概率匹配”就是说选择某个武器的概率与到目前为止的选择该武器所带来的回报成正比。这显然是非效率的，而且也不会有动物采取这样的策略。

计算机模拟显示 RPS 学习规则很好地说明了在很大范围内存在的学习情形下的动物行为，包括种群博弈、频率依赖的个体博弈以及频率独立的个体博弈。但是，仍存在另外两个需要被考虑的内容，那就是非对称博弈和面对同一对手的重复博弈。Harley 在其文章中没有报告这种竞争的模拟行为，但是在之后展开了对它们的研究(私人交流)。

首先，考虑一个进行鹰鸽博弈的种群，个体面对的对手是一个随机序列，并带有一个附加假设，每一场竞争都是非对称的，参与者时而处于 A 角色，时而处于 B 角色。参与这类博弈并具有 RPS 学习规则的动物构成的种群的模拟行为表示动物学习并取得了 ESS，即处于角色 A，则采取鹰策略；处于角色 B，则采取鸽策略(或者，由于回报和所处角色并不相关，学习效应可能等概率地导致所有动物都采取与上述相反的策略)。

如果一个动物与每一个对手都进行过多次的博弈，假设个体识别是可能的，那么动物便会在不同的博弈场合中对不同的对手进行有区别的对待。对单个对手的一系列重复博弈的模拟显示，在一段时间之后，其中一个竞争者总是选择鹰策略，而其对手则一直选择鸽策略。所以在种群

的情况下，一个参与竞争的动物个体对某些对手将采取鹰策略，而对另一些对手则采取鸽策略。在这样的情形下，对每一对对手，一个采取鹰策略而另一个采取鸽策略，那么相互搏斗的竞争场合会变得非常罕见。

但仍遗留了一个疑难的问题：在证明 ES 学习规则是 ESS 学习规则的必要条件中，我们假设博弈的回报对应于适应度的变化。如果我们愿意，我们便可将此用定义的形式予以明确，那就是，我们可以把一个特定行动的回报定义为由这个行动导致的期望后代数量的变化。于是我们留下的问题便是，参与者如何将某个行动的直接结果转化为适应度单位？这等于问，在图 11(第 62 页)的模型中，某些化学物质的合成是怎样使其和适应度的变化成正比？在普通的演化博弈理论中，不会出现这样的难题，正是适应度的变化导致了在种群中表现型的相对频率的变化。与之相反的是，一个会学习的动物知道的是它是否处于饥饿，口渴或疼痛的状态，而不知道这些状态可能会对其未来的生育产生影响。

有两个一般性的结论如下所述。第一，上述难题并不是学习行为所特有的。如果某种动物的行为适合于其生存，那么不论这样的行为是学习而得还是本能所致，根据从适应度角度所言的特定种类行为的效用(McFarland, 1974)，都必然存在一个从外部感觉向内在动机状态的合适转换；第二点便是必然存在有利于那些能够最成功地运用这样的转换的动物的自然选择机制。一个能够执行“正确”行动的动物——从最大化适应度角度而言的正确——当同时经历饥饿、口渴和性冲动时，那么根据定义，它将留下最多的后代。当然，并不存在这样理想的转换系统，无论在什么情形下，能够一直保证正确的行为：飞蛾扑火、人类吸食海洛因而上瘾以及芦笛莺饲养杜鹃幼鸟。当所有回报都用同一货币单位去衡量，我们可以期望获得学术理论和实际观测的最好拟合，比如，如果在竞食理论中我们忽略掠夺行为的风险，就属于这种情形。

第六章　混合策略Ⅰ——对机制的分类

演化博弈论中最有把握的预测之一便是，在对称博弈中，只要竞争的潜在成本相比竞争胜利所带来的好处来得大，则混合 ESS 的出现总在预期之中。对这个预期是否能够被验证，且同样重要的是，在我们可以将特定的博弈情形合理地解释为一个混合策略之前，我们必须知道些什么呢？这些问题决不是那么容易回答的，这主要是因为在产生稳定的混合策略的过程中存在很多种不同的方式，在这些方式中，遗传演化的过程以及个体学习的效应能够相互作用。

在这一章中，我将用一些具体例子的帮助讨论种群产生可变行为的一些不同方式。这一讨论将作为后文对机制分类的准备，这些机制都隐藏在这些变异行为的背后，第 79 页的表 10 给出了具体的分类情况。

在一个混合 ESS 中，对不同行动的回报是相等的，而在形如“在情形 1 下采取 A 策略，在情形 2 下采取 B 策略”的一个纯 ESS 中，一些参与竞争的个体被迫尽力对付不利形势。有一个例子很好地解释了混合策略和纯策略之间的区别。Rohwer (1977)在研究冬季哈里斯麻雀种群时发现，麻雀羽毛的颜色从黑色变为白色，同时这一变化与雀群中的侵略性与优势（显性）

等级相关，且较深颜色的麻雀占据越来越大的优势。根据鹰鸽博弈的逻辑，这可以被解释为一个混合 ESS。但是同样可以这样来解释：或许是由于环境的原因，个头较小的麻雀采取鸽策略并且在秋季换毛时期开始生长相应的白色羽毛，这是因为如果它们试图变得具有侵略性，它们将在相互进攻的竞争中落败。这样我们可能会观察到一个混合 ESS，但同样地，麻雀也可能是实施着纯策略："如果个头较大，则采取鹰策略；如果个头较小，则采取鸽策略"。

我将在下一章中回到哈里斯麻雀这个具体的例子中来，并且将探索哪一种解释更好地拟合了事实情况。而在这里，重要的一点便是，每当遇到动物行为的可变模式时，我们必须问哪一类解释最为合适：是混合 ESS 还是由于动物发现自己所处的不同境遇而作出不同行为的纯策略？主要的判定标准在于：第一，在一个混合 ESS 中，不同的行为将具有同样的回报；第二，回报必须在一种正确的方式下是频率依赖的，即随着频率的下降适应度得到提高。

或许最为清晰地阐明这一类型的基于不同境遇的不同行为的纯策略的例子发生在个体在不同的年龄具有不同行为的事实。例如，在英国的河流中，有 75%的雄性鲑鱼在移栖大海之前性功能就已经成熟(Jones，1969)。成熟鲑鱼聚集一起准备成对交配，当雌性开始产卵时，雄性便射出具有活力的精子。似乎有一些鱼卵是由那些早熟的雄性鲑鱼受精完成的，虽然还没有对这类受精卵占总体的比例做出估计，年轻的雄性个体通过采取不同于当它们成熟时将采取的策略而试图使卵受精的行为模式在脊椎动物中非常普遍。重要的是，这可以看作是一个纯策略：年轻的雄性个体采取偷偷摸摸地使卵受精的策略，因为此时它们采取成熟雄性的策略是不会成功的。然而，还存在另外两种可能性：

(1) 这个早熟的寄生策略可能只是局限于一些个体。为什么在英国鲑鱼中，只有 75%的雄性能够成功早熟？早熟行为的成功可能性似乎随着年轻随体(satellites)的增加而减少。所以，提早成熟存在一个成本的话，那么就可能存在一个频率依赖的均衡：即一个 ESS。在鲑鱼的例子中这纯粹是一种推测，但在本书第 52 页所描述的一个例子中，存在一个

ESS 的解释将被更有力地支持。

(2) 即使当所有的个体在年幼时采取一种策略而在成熟时采取另一个策略，我们仍旧视为是一个 ESS。这样我们设想某一种鸟，其个体处于相互竞争中——比如竞争地盘——在这一情景中，对不同行为的支付，如采取鹰或鸽的行为，将会导致混合演化稳定性策略。一种可能性是这一种鸟将达致遗传多态。另一种可能性是，年龄小于 n 年的年幼的鸟将采取一种策略，而年龄在 n 年及以上的鸟将采取另一种策略。自然选择将一直作用到 n，直到回报变得相等为止，作为结果的生命历史策略将成为一个 ESS。

这个例子是想象的，但是一些类似的事情的确发生在序贯的雌雄同体动物的演化过程中。发生性别转换的年龄受到自然选择的影响(Leigh, Charnov & Warner, 1976)。较大的体型或者较大的年龄对某一种性别具有较大的相对收益，这一事实使得问题变得复杂。Ghiselin (1969)认为有利于序贯的雌雄同体演化的因素之一便是：在一种性别下体型小的动物可能表现较好，而在另一种性别下体型大的动物可能更具优势。Charnov, Gotshall 和 Robinson (1978)指出这种的绝对差异并不是分析所必需的，只要一种性别的个体通过增大自己的体型便能相对地比另一性别的个体获得更多的收益就足够了。他们使用博弈论的方法去预测在不同年龄段和不同体型区间中两种性别的个体所占的比例，并且使用虾的研究数据来检验他们的预测结果。

他们得到了以下结论：即使在显然比较简单的与年龄相关行为的情形中，清楚地区别混合 ESS 和纯策略也不是那么容易。然而在理论上的区别是非常清晰的。在一个混合 ESS 中，行动的回报取决于它们所被实施的频率，并且自然选择机制发生作用使不同行为的回报相等。在一个纯策略中，个体由于体型较小、缺乏经验等因素而选择某种行为是因为它们不能够有效地实施其他策略。把序贯的雌雄同体动物的演化看成一个混合 ESS 最为合适，这是因为自然选择使得不同行为的回报均等化，但是这个过程受制于一个约束，那就是体型大小不同会对雄性和雌性动物策略的成功产生不同的影响。

考虑到特定年龄对应行为的不可预料的复杂性，在这里有助于给出

一个清晰的纯策略的例子，在这个纯策略中行为的选择取决于所处的环境。Eberhard (1980a)描述了有触角甲壳虫的行为和形态。在甘蔗丛中，雄性甲壳虫有触角并将其用来与其他雄性搏斗以争夺交配对象。如图 16 所示，触角的大小异速生长并与体型大小相关。但是，存在两种不

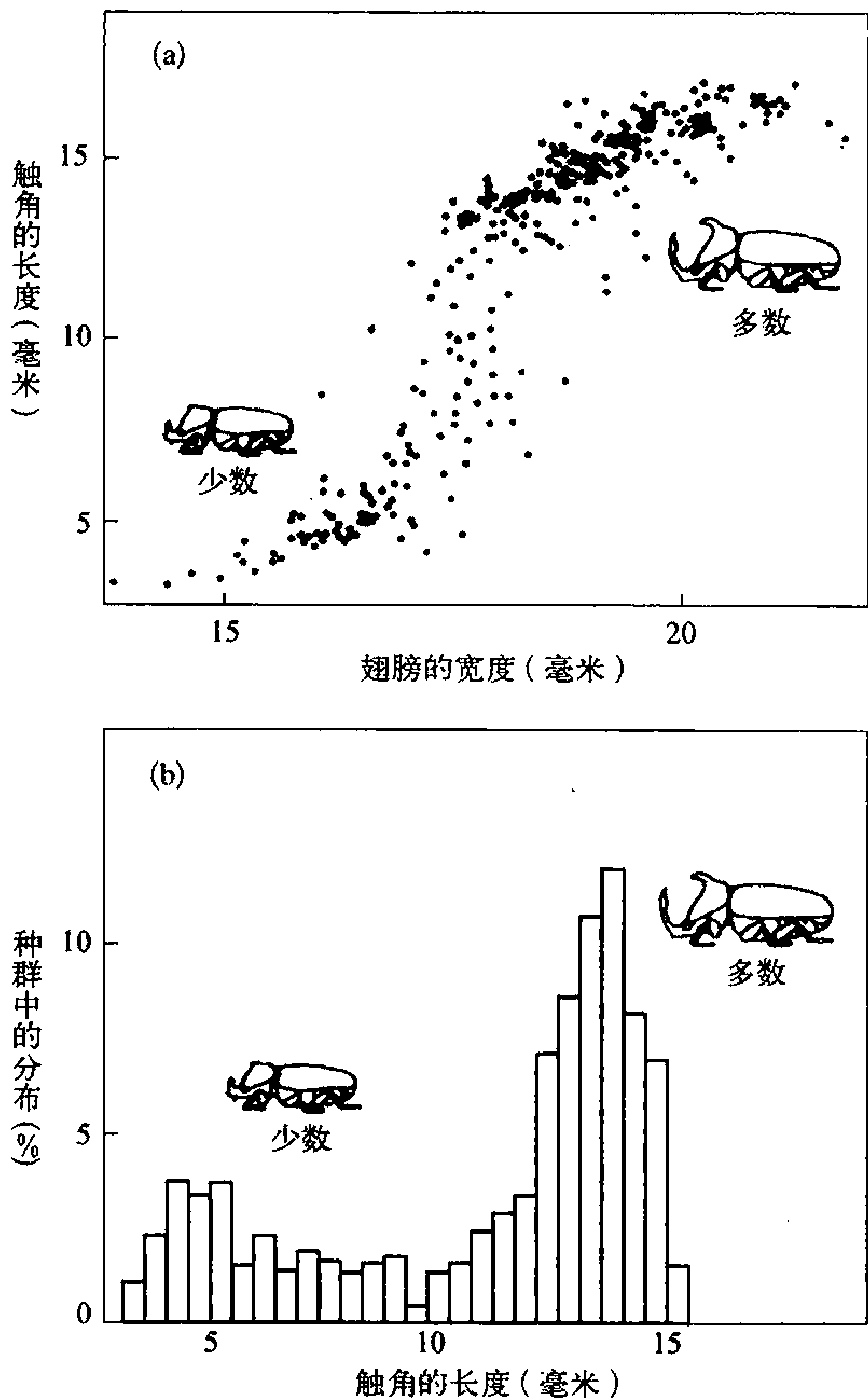


图 16 有角甲壳虫的异速生长。(a) 触角的大小是身体大小的一个函数；(b) 在甲壳虫种群中触角大小的分布。(After Eberhard, 1980a)

同的异速生长的关系,一种是针对小型雄性个体,而另一种是针对大型雄性个体。那些由于营养条件的原因而变得较小的雄性将其生长发育调整到一条不同的路径上。这些具有相对较小的触角的雄性个体具有不同的行为,它们不为交配对象而进行争斗,并且都分散在那些不容易被大型甲壳虫发现并驱逐的地方。没有理由认为小型甲壳虫尽量完成更多的交配,它们只是尽力对付不利的形势。

一个至少一眼看去与甲壳虫非常相像的例子是 Alcock, Jones 和 Buchman (1977)所提供的,他们观察发现在,雄蜂存在两种交配策略。采取"巡逻者(patroller)"策略的雄性蜜蜂会寻找那些处女雌蜂在羽化出土的位置,它们在那里度过蛹期。一个雄性能够识别这样的位置,并会将雌性蜜蜂挖出。雄蜂之间的争斗发生在这些雌蜂羽化的位置上,如果存在一个可以测量的体型大小的差异,那么个头较大的雄蜂将获得这种争斗的胜利。一个雄蜂在某个雌蜂羽化的位置上挖掘时,并在挖到雌蜂之前总是会遭到至少一只雄蜂的挑战。所以,体型较小的雄蜂如果采取这样的巡逻策略则几乎没有获胜的希望,于是它们采取另一个策略"盘旋者",即它们盘旋在树林和灌木丛中,等待那些没有在刚羽化出土时就进行交配的雌性蜜蜂。

正如所预料的那样,巡逻者的平均体型大小要比盘旋者大一些,并且取得交配的雄蜂体型的大小要比巡逻者更大(见图 17)。这看上去似乎巡逻者的平均交配成功几率要比盘旋者大一些,虽然没有实际数据支持这一点。雄性蜜蜂采取的是一种纯策略:"如果体型小,则选择盘旋;如果体型大,则选择巡逻。"我们不清楚小型雄蜂是否是由于一开始选择巡逻没有得到成功进而转向盘旋策略,还是一开始就选择了盘旋。值得注意的是,如果是后一种情况,那么这就要求雄蜂在没有经历争斗的前提下就具备有关其体型大小的信息。

到目前为止,我已经从雄蜂策略的角度讨论了蜜蜂的例子。但是,正如 Alcock 等人所指出的那样,雄性个体的大小通过幼虫细胞的大小及其中的蜜腺和花粉决定于其母代,一个较大的雄性个体需要更多的投入,不但是因为它需要较长的时间建造蜂巢,而且还因为如果蜂巢暴露的时间

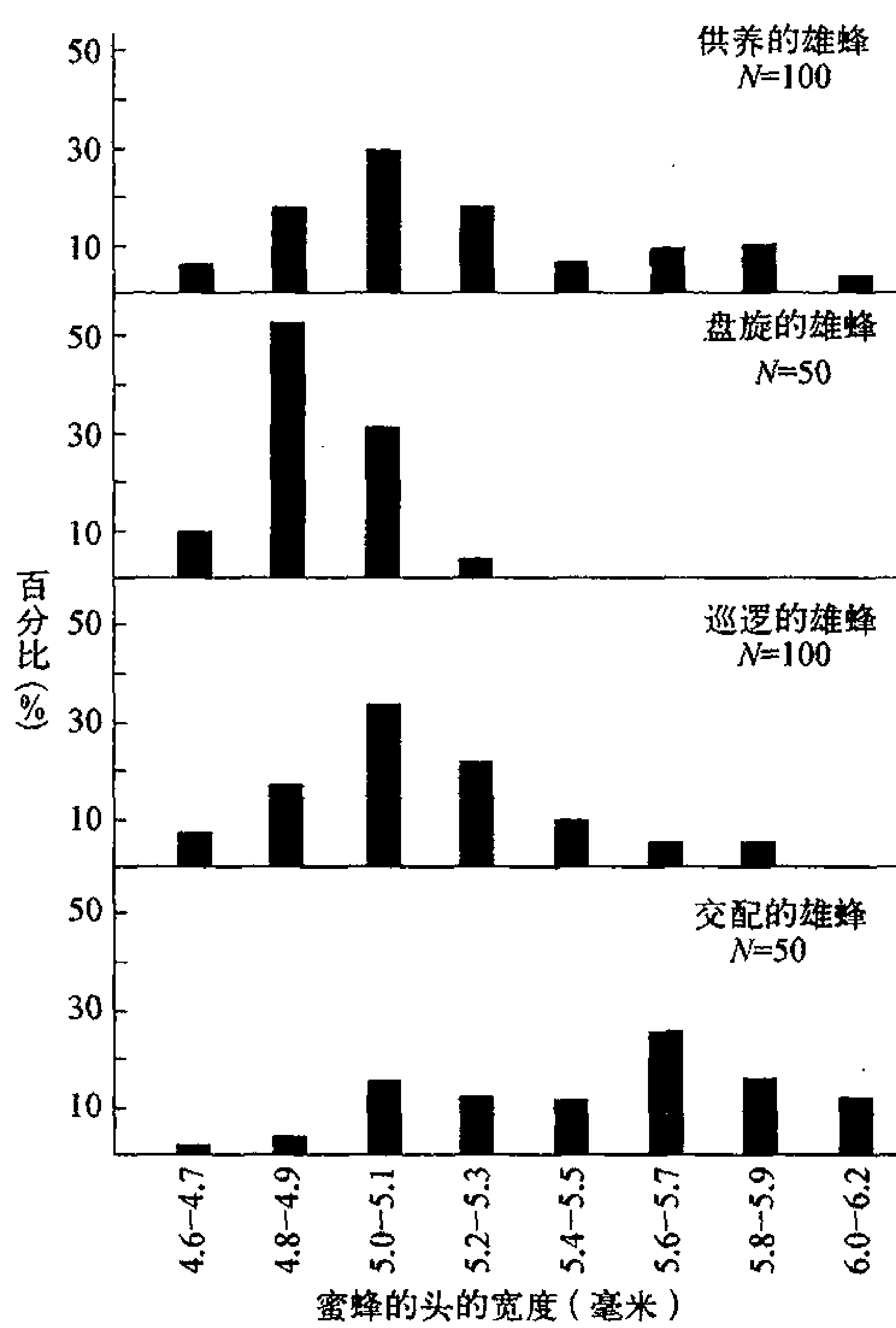


图 17 不同类别的雄性蜜蜂的体型大小。(After Alcock 等,1977)

越长,寄生状态的风险就越大。因而很有可能的是,对于一个雌性个体,它是生产了少量体型较大的雄性子代还是生产了大量体型较小的雄性子代,其适应度都是一样的。为了支持这种解释,雄性个体大小的方差要大于雌性个体大小的方差,于是雄性个体体型的可变性不可能只反映了雌性个体在管理和调节食物供给量上的无能。这样雌性个体可能是采取了一个混合 ESS,并且因此将一个纯条件策略强加到其子代身上。我们没有繁殖成效(reproductive success)的实际数据去检验这个观点,并且也不知道雌性个体是否在生产大型子代和小型子代上存在专业化分工,或

者每一个雌性个体是否都是一个混合策略者。这一点是可能解决的，但是如果前者是正确的，那么判断个体差异是否有遗传性将变得非常困难。

现在，我将转到一个存在实际数据的例子，适应度可以从这些数据中估计得到。这个例子是 Brockman 等人(1979)对掘土蜂所做的研究。穴居地下的雌性掘土蜂会在洞穴的侧面挖一个或一个以上的小侧室。一个雌蜂会在十天的时间内，为每个小侧室提供一个到六个纺织娘，接下来它将产下一个卵并将洞口完全填满或者将洞穴填注到略高于小侧室的位置，然后这只雌性掘土蜂会开始新一轮的循环。

然而在有些时候，一个雌性掘土蜂不是新开辟一个洞穴或是再挖一个侧室，而是闯入一个由其他掘土蜂已经挖好的洞穴。如果这样的话，存在两种可能发生的情况：一是这个洞穴已经被占满了，二是两只雌性掘土蜂将共同为这个洞穴提供纺织娘。在两者相遇之前很可能存在一段时间，因为在大多数时间里它们都在外捕猎。但是，有时候它们的确会相遇，此时就会出现一场争斗。并且失败者将被迫放弃那个洞穴(这些争斗的具体情况在本书前文进行了讨论)。无论在哪一种情况下，只有两者之一才能在洞穴中产下一个卵。另一种可能的情形是一个雌蜂会进入一个没有被占据的洞穴，图 18 展示了可能出现的种种情形。

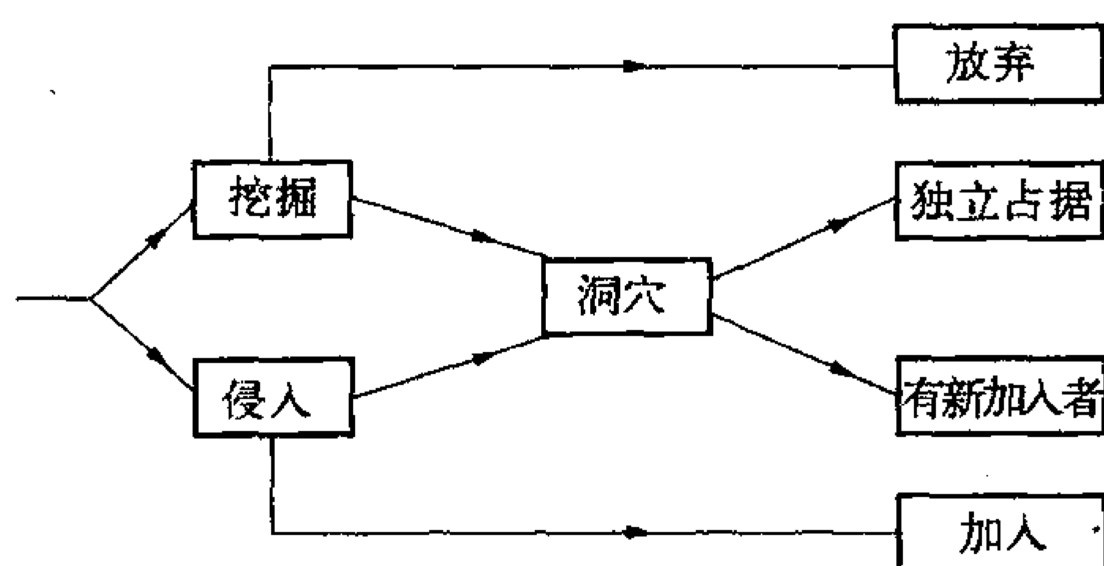


图 18 雌性掘土蜂行为的流程图。(After Brockman et al., 1979)

我们可以获得的是在 New Hampshire 和 Michigan 两地的两个掘土蜂种群的实际数据，这些数据记录了雌性掘土蜂的行为及其在整个季节中产卵的成功几率。Brockman 等人分析了如下情形，假设在一只雌性掘

土蜂在一个循环开始之初就做出了选择，可供选择的行动或是自己挖掘洞穴或是侵入一个已经挖好的洞穴。他们使用雌蜂每单位时间内产卵的数量来度量成功的程度。在 New Hampshire 的那个蜂群中，59%的雌蜂选择自己挖掘洞穴，而 41%的雌蜂则采取闯入其他的洞穴。如果某个洞穴是没有主人的，那么闯入将是成功之选；但如果那个洞穴已经被占满了，那么选择闯入也就选择了失败。从每 100 个小时产卵的数量来看，平均成功比率是：自己挖洞占 0.96 个卵，而闯入其他洞穴占 0.84 个卵，这些数值已经足够接近于一个处于 ESS 下的系统的状态。更进一步，我们很容易看到在所要求的方向上，适应都将是频率依赖的，这一点被一个计算模型所证实。

一个令人疑惑的特征便是掘土蜂看上去似乎不会去分辨洞穴是空的还是被占满的，虽然如果它们勤于分辨必然有利可图。这样，在那些掘土蜂闯入其他洞穴的情形中，进入一个空洞穴的几率几乎与此时种群中空洞穴占所有洞穴的比例相等。

这并非是一个遗传多态现象，掘土蜂个体从自己挖洞转向闯入其他洞穴，并且反之亦然，而且在统计上不存在个体将倾向于选择这个或那个策略的显著趋势(Brockmann & Dawkins，1979)。令人甚感惊讶的是，选择的作出并不是基于过去成功的经验，这一点带来了一个相当困难的问题。为了达到 ESS 状态，选择闯入其他洞穴而不是自己挖掘的概率必须接近于 0.41。由于选择的作出似乎不是基于试错的过程(或许是因为个体经历了太少的试错过程以至于学习没有产生效果)，选择策略的概率必然是一个遗传决定的参数，这个参数通过自然选择过程调整到一个恰当的数值，正如鸟翼长度这样的形态特征被自然选择所调整的过程那样。但是，这个恰当的数值必然是随着地点的转移而变化的。

换句话说，如果雌性掘土蜂采取的是一个混合 ESS，那么自然选择将会调整侵入其他洞穴和自己挖掘两种策略的概率以使其符合当地的环境。在 Michigan 的那个种群中，研究发现它并不处于一个稳定的状态。闯入和挖掘两个决策平均成功的比率分别是每一百小时产 1.91 个卵和每一百小时产 1.64 个卵，两者之间的差异在统计上是显著的。如果我们

认为某些地方的种群由于基因流动或者近期环境的变化而偏离了均衡的路径，那么ESS假设便能够得以保留，但这很大程度上是似是而非的。事实上，这正在我们意料之中。但是，如果我们不得不说观察到种群在这一条件下偏离了均衡，那么一个混合ESS的概念的作用就会减弱。

我们在这里给出混合ESS模型所具有的三个难点：动物的大脑中不可能存在"转动的轮盘(roulette wheels)"；现实中的许多竞争都是不对称的；自然选择机制可能没有强大到能够把策略的采取概率调节到适合当地具体条件的程度。这几点将在下文依次讨论。

动物的大脑中不存在"转动的轮盘"

我不明确这一命题的意义。如果动物是选择性有利的，那么一个随机选择的装置也完全能够进化出来，如同完全的神经元过程或者依赖于功能性不相关的外界刺激。或许一个无可置疑的混合ESS的例子是异形配子生产等量X配子和Y配子的行为：如果生殖腺可以做到这一点，为什么大脑就不能呢？更进一步，在关于动物学习行为的试验中，动物的确能够采取"概率匹配"的策略，这就证明了它们拥有与转动的轮盘等价的东西。

现实中的竞争基本都是不对称的

在第二章中我们曾经强调如果在两个竞争者之间存在某些差异，而且这些差异能够被竞争者所察觉，那么这一可察觉的非对称性往往被作为解决争端的关键提示。从这个角度看，大多数成对竞争都可能是非对称的。基于这个理由，在成对竞争中，我们遇到采取混合ESS的个体或是处于相当于遗传多态的种群的可能性将是很小的。在那些存在混合ESS的竞争中，个体往往是"全面树敌"的(见第19页)。事实上，我所已经讨论过的可能具有混合ESS模型(例如：1∶1性别比；在序贯的雌雄同体演化中性别转换的年龄；雄性粪蝇的等待时间；掘土蜂的挖掘和闯入行为；深色和浅色的哈里斯麻雀)都属于这一个类型。到目前为止所讨论过的成对竞争的两个例子中，其中一个例子(雄性粪蝇的交配和入侵行为)显然不存在混合ESS，而另一个例子(为同一个洞穴提供纺织娘的两

只雌性掘土蜂)则属于另一个特殊的类型,在这个类型中,参与竞争者只是部分地知道有关竞争非对称性的相关信息。

下面将要讨论的例子中,倾向于肯定混合 ESS 是全面树敌竞争的特征这个一般性的推断,然而成对竞争则经常通过非对称性来解决。

采取策略的概率必须调节到适合当地的具体条件

在上述掘土蜂的例子中已经解释了这个难点。在一些情形中,竞争的行为以一种恰当的方式随着地点的转变而变化。Riechert (1978)对漏斗网蜘蛛的研究也非常清晰地表明了这一点。对蛛网的争夺发生在雌性蜘蛛之间。实际上,由于争斗总是发生在蛛网的所有者和入侵者之间,这些争斗将在后文作更详细的讨论。现在,我只关注于争斗的强度变化的方式。Riechert 研究了两个不同的栖息地的种群,一个是荒芜的草原,另一个是河边的栖所。在一个栖息地内,如果根据独立的判断标准,蛛网的位置具有更大的价值,那么争斗将持续更长的时间并且伴随更具危险性和更高代价的行动。只有当争斗发生在蛛网的主人和入侵者之间时,争斗行为的差异才会出现,但如果两个雌性蜘蛛对蛛网的位置并不了解且是被同时引入一场争斗的,那么这样的差异就不会出现。因此在一个栖息地内蛛网位置的好坏取决于蛛网主人的经验。更为直接相关的是,在荒芜的草原上发生的争斗的代价平均而言要比河边栖所争斗的代价高出六倍。这一点与下列事实是一致的,那就是在荒芜的草原上,较好的位置总是稀缺并且总是处于被占据的状态。

Riechert 提出不同栖所之间行为的差异反映了一种由自然选择产生的遗传差异。然而,在上一章中我们曾经讲过一个种群通过学习可以在一代之内导致 ESS 的频率。一般而言,学习得到的策略和遗传的混合策略只有通过实验的方法才能将其区分。值得注意的一点是学习和基因转变(genetic change)两者可能同时存在。这样,在上一章中所描述的相对回报总和学习规则中,"剩余"的大小即决定了有利于某个具体行为的初始偏向,也决定了根据经验行为调整的速率。这些学习的特征都在遗传的控制之下。于是在蜘蛛的这个例子中,很有可能的是,在荒芜的草原的

种群中，存在一个对侵略行为的初始偏向并且出现一些学习现象。

现在我们可以给出一张对机制的分类表（表 10），这些机制无论是遗传的还是发育的都导致了可变的行为。

表 10 对机制的分类

遗传导致的策略差异
自然选择决定的基因频率
Ⅰ 遗传多态性
非遗传导致的策略差异
遗传同质的种群
A. **随机的策略差异**
自然选择决定的策略采取的概率。处于不同栖所的种群具有的遗传差异。
Ⅱa 终生不变的策略（只能通过遗传实验才能与Ⅰ相区别）。
Ⅱb 随着竞争变化而变化的策略。
B. **环境导致的策略差异**
处于不同栖所的种群可以根据基因识别。
Ⅲ 从一个环境暗示信号获得的频率，但是需要一个由自然选择确定的参数。
Ⅳ 从试错的过程中获得的频率。发育稳定策略，或称 DSS。
Ⅴ 从文化遗传获得的频率。文化稳定策略，或称 CSS。
Ⅵ 从一个环境暗示信号获得的频率，但不需要自然选择确定的参数。
彼此的表现型适应度不相等。
a 非对称竞争
b “尽力对付不利形势”

类型Ⅰ，遗传多态，在理论上是清晰，但只有通过遗传实验才能与类型Ⅱa 相区别，并且这样的实验也经常不具操作性。在类型Ⅰ或类型Ⅱa 中，个体都是纯策略者，并且自然选择将使它们的适应度趋于平均化。

弄清楚类型Ⅱ、Ⅲ、Ⅳ之间的差别会颇费些口舌，而 Perrill、Gerhardt 和 Daniel (1978)的一个研究案例对于澄清上述差别是十分有助益的。他们研究了绿色树蛙中雄性个体鸣叫和跟随行为之间的关系。一只雄性树蛙可以通过鸣叫来吸引异性，但也可以保持沉默并且试图中途截获那些被鸣叫声吸引的雌性树蛙。在观察到的 30 次野外实验中，一只怀孕的雌性树蛙与两只雄蛙交配，其中一个采取鸣叫策略而另一个则保持沉默，

前者成功抱合了17次,而后者只抱合了13次。一些雄性树蛙每个夜晚都采取跟随策略,但另一些则变换着自己的行为,有时即使在同一个夜晚也会变换其策略。显然,这些事实并不足以使我们能够判断适应度是相等的(特别是由于鸣叫策略可能会招致危险),并且如果的确相等,我们也不清楚等号是如何达致的。但是,这些例子能够方便地解释一些假设的机制。

假设我们发现适应度的确是相等的,更进一步,由于ESS频率总是随地点而转变的(例如由于捕食风险和树蛙分布密度等因素),我们假设采取两个策略的实际频率也随地点相应地改变,那么这将出现什么样的情况呢?我给出以下三种可能的机制,它们分别对应于类型Ⅱb、Ⅲ和Ⅳ。

类型Ⅱb:树蛙采取跟随者策略的固定概率为P,它在每个夜晚一开始时便作出决策,并且可能在整个过程中改变原来的决策。对于一个给定地区内的树蛙,P的数值都是相同的,但会随着地区的变化而变化,这些差别的产生都源于遗传。这样,种群由于自然选择的结果而适应了当地的环境。

类型Ⅲ:如果在X的距离内没有其他的树蛙采取鸣叫策略,那么雄性树蛙便会采取这一策略,否则,就做一个跟随者。自然选择将不断调整X的值直到ESS状态达到为止。然而,选择做跟随者的频率会以一种恰当的方式随地点的转变而转变,即使所有的种群在遗传上都是一致的。

类型Ⅳ:树蛙从采取鸣叫策略转变到采取跟随策略,或反之,都是根据其在以前竞争中使用这两个策略所取得的成功经验。正如上一章中所阐述的那样,这样的种群自身便可以达致ESS频率以及适应度的均等化,而不需要自然选择过程对诸如X或P这样的参数的调整。但在这个过程中,很难看出是如何将捕食风险考虑在内的。

上述三个机制并不是打算穷尽所有的可能性,也不想让问题变得更加似是而非。可能没有一个机制正确地解释H. cinerea树蛙的行为,然而它们的确阐明了达致一个稳定混合策略的三种不同方式,并且这个混合策略以一种恰当的方式随地点而变化。

类型Ⅴ与类型Ⅳ的不同之处在于参与竞争的个体可以将通过学习得

到的信息传递给他人。举一个极端的例子，如果每一个个体都通过复制其母代的行为来决定采取什么样的策略，这将导致等同于单性遗传的文化演化的出现，且这样的单性遗传为 ESS 概念的提出奠定了基础。实际上，文化演化将取决于向种群中其他许多成员的学习，而并非是向单个个体的学习。Dawkins (1980)提出“文化稳定策略”这个术语，或简称 CSS，用以描述以这样的方式所达致的稳定策略。在第十三章中，我们对这一思想将做更深入的探究。

类型Ⅵ包含了下列所有情形，在这些情形中，个体根据不同的环境采取特定的纯策略，并且这样的行为由遗传因素来决定。一般地，不同行动所获得的回报是不相等的。这个类型包含了所有那些行动的选择受到可预见的非对称因素影响的竞争，这些非对称因素包括：体型大小、所有权、年龄以及性别。这种竞争是第八到十章的主要内容。然而在这里，我们有必要区分以下两种情形：一方面，在许多种群中，年幼的雄性个体所采取的策略往往不同于年长的雄性个体所采取的策略，并且相比而言显得不是那么成功，这就是类型Ⅵ的一个简单的例子；与之相反，考虑本书前文所假设的那个情形，在那个情形中，一种鸟在一个特定的年龄从一种行为模式转变为另一种行为模式，并且这个特定的年龄取决于自然选择机制以使得两种行为模式所带来的回报是相等的。在这个情形中，年龄并没有被认为是一个非对称信息的暗示信号，而被认为是一个可以选择的确定混合 ESS 的随机化装置，如果年龄可以被认为是环境的暗示信号，那么这就是类型Ⅲ。

我担心表 10 对机制的分类将既不会是非常详尽毫无遗漏的，也不会是清晰明了毫不含糊的，但是，它的确致力于阐明一些在分析不同混合策略时必须弄清楚的差异之处。我希望通过下一章中对具体例子的讨论，这些差异将显得更为清晰。

第七章　混合策略Ⅱ——案例

如果我们能够仔细考察表 10(第 79 页)中对机制的分类，并且给出对应每一个类型的具体例子，那是会令人满意的。不幸的是，即使当我们知道一个个体在其整个生命历程中都保持同一个纯策略，也几乎不存在任何与遗传相关的直接证据，因此我们不可能清楚地区分类型Ⅰ和类型Ⅱa。即使我们知道个体在整个生命历程中不断转变着自己的策略，而且如果也能够看到不同策略所获得的回报是相等的，那么清晰地区分类型Ⅱb、Ⅲ和Ⅴ也仍然是困难的。因此，我将讨论可变行为的一系列案例，并把这些例子按在文中出现的顺序松散地组合在一起。

一、性 别 比

性别比的演化问题可以很好地阐释列示于表 10 中的某些机制。在第四章的第二部分中，我们认为性别比取决于那些作用于亲代的基因。我们也可以把这个问题等价地看成试图最大化孙代个体数量的雌性个体(或雄性个体)间的一场博弈。在最简单的情形中(生产雄性子代和雌性子代的代价相等，并且不存在种群结构)，性别比演化的 ESS 是 1∶1。这一状态可以通过两种方式来达到。最为普遍的是，比如在鸟类、哺乳类动物以及

果蝇中，在一个亲代个体的减数分裂中，存在 X 和 Y 染色体的随机隔离。这是机制Ⅱb 的一个例子。所有的母代（或者鸟类中的父代）在遗传上是相似的，而且在每一次受精中，生产一个雄性子代的概率都相等，其值为 0.5。通常我们总是假设 0.5 这一数值是通过自然选择过程得以维持（Fisher，1930；另一种可取的观点可以参考 Scudo，1964 以及 Maynard Smith，1980）。

然而，在少数的几种动物中（比如，一些等足类动物和蔓足类动物），一些雌性个体只生产雄性子代，而另一些则只生产雌性子代。由于这两类雌性个体之间的差异是由于遗传导致的，于是这是类型Ⅰ的一个例子，而不属于类型Ⅱa。我所知道的是，两类不同雌性个体之间的差异是由某个环境的暗示信号（类型Ⅱa）所引起的案例是不存在的。

在某些动物和植物中，性别取决于一个个体自身所处的环境（Charnov 和 Bull，1977）。在海龟的例子中（Bull，1980），如果环境的暗示信号是孵化海龟蛋的温度，这仍然可以看成是亲代之间的一场博弈，因为雌性海龟可以通过选择巢穴的位置来选择其后代的性别。在其他的情形中，雌性海龟的行为与基因很可能不能够影响其子代的性别。如果那样的话，我们就可以把这个问题看成是通过选择性别以最大化后代数量的个体之间的一场博弈。比如，许多线虫在幼虫状态时，寄居于某些昆虫中，而在发育成熟时，它们便自由生活，这些线虫的性别决定于寄居阶段。过度拥挤导致了较小的体型和雄性，较低的寄居密度则导致了较大的体型和雌性。这是类型Ⅲ的一个例子。“由自然选择所确定的参数”正是拥挤的程度，高于某个值幼虫便发育为雄性。这个参数通过自然选择以最大化个体的适应度。

最后，假设我们人类自身找到了一种选择后代性别的方法，并且这个方法成本低廉足以让我们广泛地采用。很有可能的是，关于出生的男孩和女孩数量的信息可以获得，并且人们会根据这个信息来选择他们孩子的性别。如果那样的话，这将是类型Ⅳ的一个例子。

二、雀群中的地位

现在我们回到哈里斯麻雀这个例子，在本书前文中这个例子用以解释一个混合 ESS 和一个行动基于环境的纯策略之间的差异。下文的阐释是基于 Rohwer,S.（1977），Rohwer,S. 和 Rohwer,F. C.（1978）以及 Rohwer,S. 和 Ewald（1981）等人的研究。在整个冬季，麻雀在成分变化的混合种群中生活。在秋季的第一次换毛之后，这些麻雀的颜色非常易变，变化于浅色和深色之间。在第二次换毛之后，所有的麻雀都变为深色。在羽毛颜色和地位之间总是存在着一个紧密的关联，在成对的竞争中，颜色较深的麻雀在和颜色较浅的麻雀争夺食物来源时总能够取得胜利。

我们观察那些在农场里自由放养的麻雀，喂养它们的食饵以许多种方式分布着。个体也可以人为地涂上颜色，并且在某些情形下被注入睾丸激素。正如所料想的那样，那些被涂成白色的黑色麻雀，其行为仍具有攻击性，并且维护着它们在种群中的优势地位。但是为了维持这一个优势，它们被迫卷入更多的争斗之中。那些被涂成黑色的白色麻雀受到真正黑色麻雀的更为猛烈的进攻，并且在某些情形中，它们不断遭受攻击因而不得不退出那个种群。但是，当白色麻雀被染成黑色并且同时注入睾丸激素时，它们的行为便变得与它们被染的毛色所代表的信号相匹配，而且它们还成功地保持了种群中的优势地位。那些只注入睾丸激素而没有被染黑的白色麻雀也开始进攻处于更高地位的麻雀，但是它们的进攻往往遭到有效的抵抗而显得不是那么成功，这些麻雀最终会退出整个雀群。

这些实验的结果表明，在浅色和深色这个连续的范围内选择策略的个体所构成的种群很可能处于一个混合 ESS 状态。另一种观点认为，浅色的麻雀个子小力量弱，采取居于次要地位的策略是因为它们在与进攻性强的个体争斗中不能够取得成功。而在试验中，白色麻雀被涂成黑色并被注入睾丸激素后便成功地占据了优势地位，于是这个观点并不可信。如果麻雀能够以很小的代价生产出更多的睾丸激素和黑色素进而获得支

配地位，那么处于这种支配地位的优势不可能很大。

存在一些支持适应度平均化观点的直接证据。在初冬和深冬时节，毛色大致(mean plumage score?)是相似的(与 Rohwer 的私下交流)，这说明基本不存在死亡率的差异。有事实表明毛色较深的鸟更具适应能力，于是就存在一种自然的倾向使得个体在其度过的第一个冬季和第二个冬季期间毛色会不断加深，但之后则不再发生变化(Rohwer, Ewald 和 Rohwer, 1981)。这可能是因为较年长的鸟更能够维持其优势地位，但是这样的解释是没有必要的。如果我们假设三分之二的鸟正在度过它们第一个冬季，而其余三分之一的鸟年龄较大，ESS 使三分之一的鸟处于优势地位并且毛色较深，但是得以维持下去，那么"在第一年处于次要地位而在以后的时间里处于优势地位"这个策略将成为一个 ESS，并且这个策略不会受到那些采取总是处于优势地位策略或采取总是处于次要地位策略的突变异种的侵害，这样，鸟的年龄和羽毛颜色之间的正相关性可能暗示着争斗是一个更为成功的策略，但是它不是必要策略。

总而言之，证据支持以下观点，那就是种群是处于或接近于一个混合 ESS，而并不是毛色较浅的鸟尽力对付不利形势。我虽然可以勉强接受这个结论，但是仍然不能理解这种平衡是如何维持这一问题。这个问题是由 Ewald 和 Rohwer, S. (1981)提出的。当种子是稀疏而均匀地分布时，并不存在单位时间内吃掉的种子的数量和羽毛颜色之间的相关趋势，而仅仅存在争斗数量和羽毛颜色之间的一点微弱的相关性。但是，当种子被埋藏在隐蔽的地方时，毛色加深的鸟便比毛色较浅的鸟来得更具攻击性。毛色较深的鸟并不亲自搜寻贮藏种子的地方，而是采取等待的策略直到有一只处于次要地位的鸟找到一个种子贮藏地为止，然后取而代之。当它们没有被喂以食物时，争斗的情形也时常发生，这些处于相似等级的鸟之间发生这种争斗最为常见，并且发生在毛色较深的鸟之间的争斗特别常见。

对这些现象的解释如下所述。深色的鸟与浅色的鸟在一起是有利可图的，因为它们可以从浅色的鸟那里夺取食物，特别是当食物聚集一处的时候更是如此。如果一只毛色较深的鸟攻击另一只深色的鸟并成功将其

赶走,那也是有利可图的,因为对这只毛色较深的鸟来说,一群处于次要地位的鸟是一种值得守卫的资源。这种在毛色较深的鸟之间的争斗便解释了那些被人为涂成黑色的原本浅色的鸟为什么在竞争中处境如此糟糕的现象。采取这种进攻性行为的优势随着这种行为的普及而明显下降,这既是因为此时能够剥削利用的处于次要地位的个体平均而言减少了,还因为更多的能量被消耗在争斗之中。这对产生所想要得到的频率依赖也已经足够了。一个遗留的问题是:为什么当不存在那些占统治地位的个体时,那些处于从属地位的个体仍不能得到食物呢?一个可能的答案是因为处于优势地位的个体将会把它们找出来。上述理由是 Baker (1978)在一个对鸟群中出现处于劣势地位的个体的现象的讨论中提出来的。下面叙述的一个实际观察将使得上述解释更为可信(与 Rohwer 私下交流)。一群处于优势地位的鸟被放置在一个大型鸟舍中,而另一群处于劣势地位的鸟被放置在另一个大型鸟舍中,在这两个鸟舍的后面有一条走廊相通,把具有不同等级的陌生个体放置在这个通道中让其做出选择。我们发现,不管个体处于什么等级,它几乎总是会选择与处于优势地位的鸟聚集一处。这表明鸟通过与优势地位者结交必是为了获得了一定好处,这正如 Rohwer, S. 和 Ewald (1981)所提到的关于羊和牧羊狗的情况相似。处于劣势种群中的鸟受到压迫的事实进一步支撑了这个观点。这个优势的性质还不为人所知。

在冬季的鸟群中,具有可变策略的现象可能是十分普遍的。Barnard 和 Sibly (1981)已经指出单独的家麻雀(Passer domesticus)不是"生产者"就是"偷窃者"。前者在其大多数时间都在找寻食物,而后者也有时会去寻找食物,但是如果搜寻食物代价很高,它们便会把大多数时间花费在与其他个体的互动行为中。最为普遍的一种互动方式便是仔细观察那些正搜寻食物的鸟,并且当发现成功的搜寻者时,迅速向其移动并在靠近它的地方开始寻找食物。稍不常见的情形是,"偷窃者"跟随在个别搜寻者身后并且从它们那里偷取食物。不管鸟群的构成如何变化,个体总是坚持这一个或那一个策略,但是这一差别是遗传的还是后天获得的仍不是很清楚。与哈里斯麻雀不同,它们所采取的不同的策略不能通过其羽毛

的颜色将其分辨开来，如果还有什么区别的话，那就是在进攻性的互动中，偷窃者与生产者相比总是处于从属的地位，而不是处于主导地位。

通过毛色的差异来显示个体优势地位的情形可能是不同寻常的。Balph, M. H. 和 Balph, D. F.（1979）以及 Balph, M. H.，Balph, D. F. 和 Romesburg（1979）研究了四个成群生活的物种。在其中两个物种中，存在显著的颜色上的性二形性（sexual dimorphism）。在夜松雀（Hesperiphona vespertina）中，雄性比雌性有更鲜艳的颜色并且居于主导地位。这个雀群成员的数量是相对稳定的，并且存在明显的性别内的优势等级；而在卡森雀（Carpodacus cassinii）中，较年长的雄性的鸟是略带红色的，而较年幼的雄性的鸟和雌性的鸟则带有棕褐色夹白色斑纹。令人惊奇的是，后者的体型虽然较小，但是在进攻性的互动中却占据了主导地位（这是在非对称竞争中出现的“荒谬的”ESS 的有趣例子见本书第 65 页）。黑眼睛灯芯草雀（Junco hyemalis）形成了相对稳定的冬季种群，其羽冠颜色的深浅程度存在一定可变性，并与性别相关，虽然存在很多的重叠情况。如果说颜色的深浅能够预测是否处于优势地位，这只是因为雄性个体的颜色比雌性个体的颜色深。而在同种性别内，羽冠颜色的深浅程度并不与是否处于优势地位相关。

有人可能会循着下面的一条思路试图给出一个一般性的解释。这些雀类在性别上的羽毛颜色差异的演化是与生育相关联的。而哈里斯麻雀则不同，不存在婚前换羽的行为，于是生育的差异在冬季也能够表现出来。现在它们被用作解决性别间竞争的暗示信号。由于在冬季的种群中，成员数量相对比较稳定，个体识别是有可能的，于是演化形成可变的毛色以作为一个能够快速识别行为地位的指标就显得没有必要了。

上述说法不能够解释黑眼睛灯芯草雀的两性之间存在的毛色重叠的情形，并且在 Balph, M. H. 和 Balph, D. F.（1979）所研究的第四个物种松木金翅雀（Carduelis pinus）时也碰到了困难。这个物种形成相对不稳定的冬季种群，并且它们具有的可变的羽毛颜色（鸟翼斑纹的宽度和颜色都在变化）并紧密地与性别相关。有人因此认为毛色的差异所起的作用与在哈里斯麻雀中的一样，但似乎并不是如此。在较暗淡的毛色与优势地

位之间存在着某种相关性。而为什么在饲养的雀群中，鲜艳的毛色比暗淡的毛色更能够显示出其行为的进攻性，对这个问题我不能够找到理由，这个难题的出现是由于上述相关性是相对比较弱的。

我想给读者留下的是一个强有力的观点，那就是在饲养的鸟群中，频率依赖的自然选择生成了行为的可变性。同样我们也可以清晰地看到，在物种间，这一过程的细节相差极为悬殊。

三、二态的雄性

Gadgil (1972)讨论了能够在雄性种群中达致稳定遗传多态的性别选择的内在机制。他认为不同投资策略的交配成功率可能取决于在种群中的频率分布，并且当“投资于武器的个体的处境与完全脱离这样的投资的个体的处境正好相同”时，种群便可以达致一个演化均衡状态。本质上，Gadgil 描述的是一个混合 ESS。我们现在将解释一些他提出的有关这种类型的雄性二态性的例子。

在某几种无花果蜂(figwasp)中，存在两种类型的雄性：一是具有翅膀的雄性，它们在交配之前便分散(disperse)开了；二是没有翅膀的雄性，它们头部和下颚都较大，不会分散并且为了与出现在同一棵无花果树上的雌性交配而拼命争斗。二态性的程度是极端的，但是我们不知道是由于遗传还是由于环境的原因使得发育转换到这条路径或另一条路径。Hamilton (1979)研究了巴西一个地区的属于 Ficus 种的 18 种无花果蜂。在最常见的那种蜂中，倾向于只存在没有翅膀的雄性个体；而在最罕见的那种蜂中，只存在有翅膀的雄性个体。这一点很有道理，因为在常见的蜂种中，一个雄性个体更容易找到能与其交配的雌性黄蜂且并不需要离开它的出生地所在的无花果树。更令人感兴趣的是那些具有二态性的物种。正如图 19 所示，在有翅膀的雄性个体所占比例和在没有交配之前就离开出生地所在的无花果树的雌性个体所占比例之间存在一个很好的安排。由于有翅膀的雄性个体会与这些雌性个体交配，这两个比例相等就意味着适应度的相等，并且我们很容易看到适应度在一种恰当的方式下

是频率依赖的。这样 Hamilton 的实验数据提供给我们一个有关演化稳定二态性的最为清晰的例子，虽然我们并不知道它属于类型Ⅰ还是类型Ⅱa(见第 79 页表 10)。

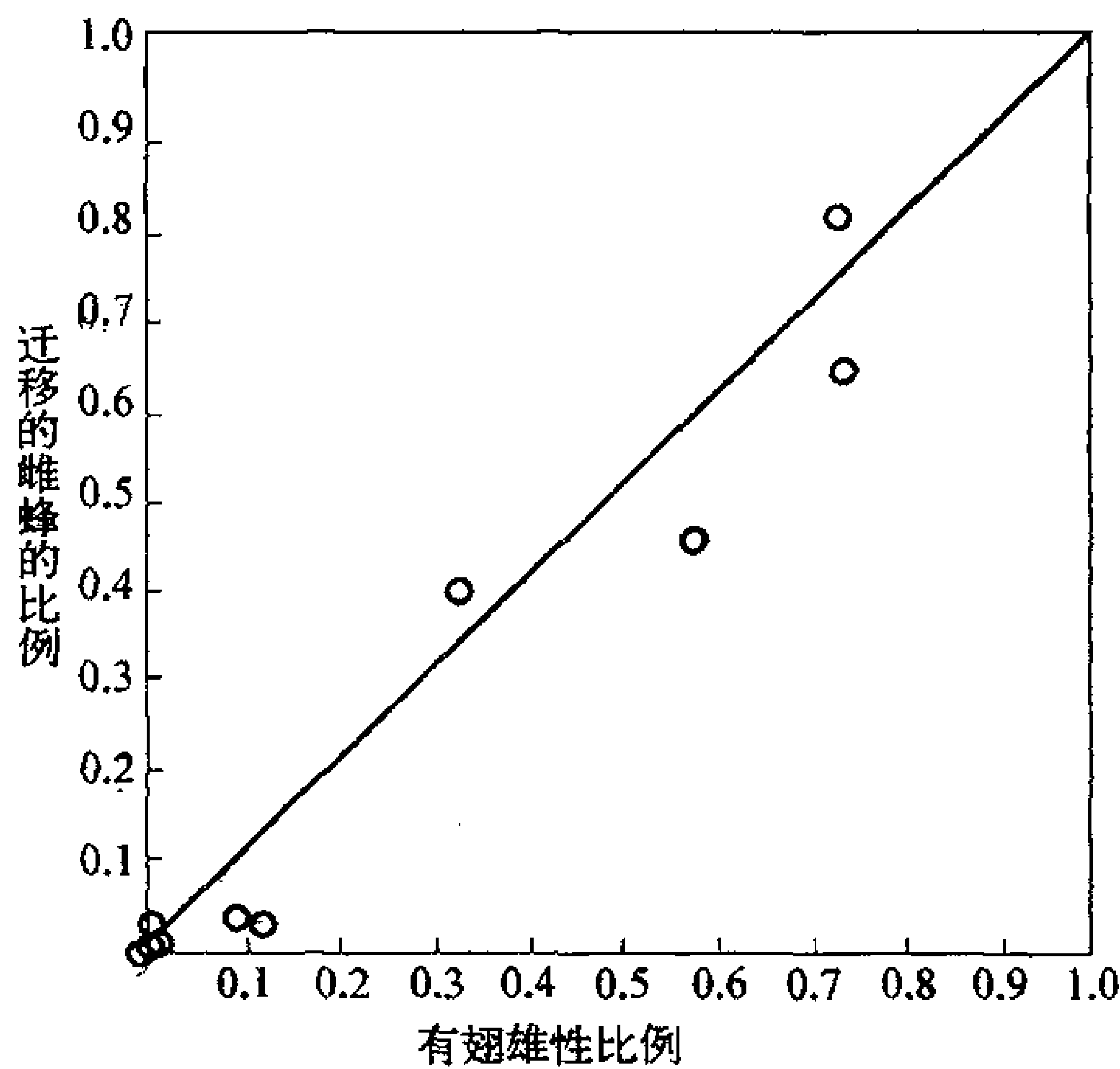


图 19 把迁移的雌性无花果蜂的所占比例看作有翅膀雄性无花果蜂所占比例的函数。(After Hamilton, 1979)

一个我们已知的雄性二态性是由遗传导致的案例是由 Kallman, Schreibman 和 Borkoski (1973)描述的关于新月鱼(Xiphophorus maculatus)的例子。在与性别相关的基因座上的两个等位基因决定了雄性成熟的年龄点，在纯合体中，这个年龄点在 10 周到 16 周之间变化，而在杂合体中，这个年龄点则在 22 周到 40 周之间变化，杂合体是中间状态(intermediate)的。由于当睾丸成熟的时候生长速度就下降了，于是成年雄性个体的体型大小也互不相同。我还没有看到对维持这种多态性的自然选择的力量的研究工作。

一个在所有概率遗传中存在的雄性二态性的情形是有关一种涉水鸟矶鹞(Philomachus pugnax)的例子。下文的分析是基于 Hogan-Warburg (1966)和 Van Rhijn (1973)的研究工作。

在所有涉水鸟中，矶鹞的不同之处在于它们是一种聚集(congregation)生活的物种，并具有显著的性别二态性，而且其雄性个体在羽毛和行为上具有多态性。从行为上，其雄性个体可以被划分为两种类型："独立型"雄性，它们试图建立自己的交配地盘，以及"跟随型"雄性，它们并不想建立自己的地盘，并且独立型雄性个体还经常容忍跟随型个体呆在它们地盘之中。在颈部羽毛和头部羽毛中，其颜色的类型在很大的范围内变化。Van Rhijn 将这些雄性矶鹞分为三类：具有"独立型羽毛"的雄性，其毛色主要是黑色，它们如独立型个体那样行为；具有"跟随型羽毛"的雄性，其毛色主要是白色，它们如跟随型个体那样行为；具有"中间过渡型羽毛"的雄性，其毛色处于中间过渡状态，它们既可以像跟随者一样行为，也可以像独立者一样行为(Van Rhijn 使用"非典型"这个词语来描述这种类型，但这带有误导的性质，因为这一类型几乎占据了整个种群的一半)。在一个季节内，一个雄性个体从一种行为模式向另一种行为模式转变是相当罕见的，虽然 Van Rhijn 报告了一个这样的例子，一个雄性个体临时性地从跟随行为(不是很成功地)向独立行为转变。

Van Rhijn 认为羽毛颜色的差异是由于遗传造成的，行为的差异是由同一个基因的多向效应造成的。具有中间过渡状态的雄性个体可能是由于某种环境暗示信号从一种行为模式向另一种行为模式转变。这看上去具有一定的合理性，但是不存在遗传的证据，并且我也不能够找到羽毛类型每年保持不变的证据。Van Rhijn 更进一步，认为独立型羽毛和跟随型羽毛代表了同一基因座上的两个纯合子(homozygote)，具有中间过渡毛色的鸟则是杂合体(heterozygote)。这一点与实际观察到的频率一致，但是仍然需要用实验证明。

令人感兴趣的问题如下所述。是什么因素维持了遗传多态性？为什么独立型雄性个体能够忍受跟随型个体来到它们的地盘上？独立型个体和跟随型个体的适应度是否相等？存在很好的先验的理由认为交配成功率是频率依赖的。跟随型雄性个体不能够独立地接收从雌性个体发出的交配信号。存在较少跟随型雄性个体的场合(arenas)只能吸引较少的雌性个体，所以独立型雄性个体容忍跟随型个体是有利可图的，虽然我们对

雌性个体为什么要去具有较多跟随型雄性个体的场合的问题还知之甚少。

对交配成功的度量足以证明两种类型的雄性都具有较高的交配成功率，但是并不能够证明适应度的均等化或者恰当的频率依赖性。Hogan-Warburg 观察发现，在一个区域中，20％的跟随型雄性获得了 28％的交配机会，而在另一个区域中，39％的跟随型雄性只获得了 7％的交配机会。这些数据说明较强的频率依赖性。不幸的是，Van Rhijn 指出这两组数据分别是在动物繁殖季节的两个不同的时点中收集的，并且他给出证据证明随着季节的行进跟随型个体的交配成功率会不断下降。

总而言之，矶鹞的实际数据与下述论断是完全一致的，那就是多态性是由遗传造成的，并且是通过具有相等的表现型适应度的频率依赖的自然选择得以维持。但是无论是在遗传还是适应度的度量的证据上，都存在明显的不足。

Cade (1979) 描述了在蟋蟀(Gryllus integer)中可选择的雄性繁殖策略的一个例子。雄性个体在鸣叫的持续时间和密度上存在显著的差异。这些鸣叫声能够吸引雌性个体，并且似乎可以看到鸣叫的雄性个体能够比不鸣叫的雄性获得更多的交配机会，虽然定量的实际数据仍然缺乏。那么，为什么某些雄性个体保持相对安静的状态呢？这个问题的答案似乎与一种寄生的苍蝇(Euphesiopteryx ochracea)的存在有关。雌性的苍蝇被蟋蟀的鸣叫声所吸引，并把幼虫存放在鸣叫的雄性蟋蟀身上或者它附近。从野外收集的数据中发现，相比不鸣叫的雄性和雌性个体，寄生状态在鸣叫的雄性个体中比例较高。这样在鸣叫带来的交配优势及其带来的寄生病风险之间存在一个取舍平衡。雄性个体为了向雌性个体证明自己的存在总是要冒着寄生虫侵害的风险。

在大鳍鳞鳃太阳鱼(Lepomis Macrochirus)中，Gross 和 Charnov (1980；也见 Dominey，1980)描述了两种雄性生存史策略的共存现象，他们将这两种策略称为“私通”以及“亲代抚育”。后一种类型的雄性在七岁时发育成熟并且会修建一个巢穴，在一个紧密居住的区域内可以安置的巢穴达 150 个。雌性个体被巢穴所吸引，并在那里产卵。然后，雄性个体

会对这些卵授精并提供亲代抚育,脱离亲代照顾的幼小鱼苗是无法存活的。前一种类型的雄性在两岁时性发育成熟并且偷偷摸摸地行动,它们躲在附近的泥土中并且会突然冲进巢穴对卵进行授精。然后,这些雄性变成跟随者,在颜色和行为上都和雌性很相似,这些雄性也会闯入巢穴并获得授精的机会。这些被戴绿帽子的雄性的死亡率是非常高的,并且生长的速度也很慢,它们中间大多数甚或是全部会在它们变得足够大并成为巢穴修建的雄性之前死亡。

如果这种生命史的二态性的演化是稳定的,那么进入两种路径的雄性的期望交配次数必是相等的。在我们所研究的种群中(在同一个湖泊中,不同深度的 7 个群体),21%的雄性在两岁时变成私通者,而 79%的雄性则继续生长。据估计,在一年内,所有受精卵中由私通者完成的比例为 14±10%。由于适应度相等,那么这两个估计应该是相等的(将这个与下文 Hamilton 所用的类似论据相比较)。这样实际数据和相等的适应度是一致的。但是,标准差较大。M. Gross 发现适应度在一种恰当的方式下是频率依赖的。对于发育转变的本质、遗传等其他方面的学习将是令人感兴趣的。尽管在我们的知识体系中存在这些空缺,但是,上述案例已经足够明确。这是第一个有记录的脊椎动物的例子,在这个例子中一种类型的雄性完全是寄生于另一类型的雄性所提供的亲代抚育中。

四、理想自由分布

理想自由分布的概念是由 Fretwell 和 Lucas (1970)提出的,并由 Fretwell (1970)将其进一步精炼。从本质上讲,理想自由分布是关于动物在一个由不同适宜度的栖所构成的空间中是如何分布的一个假设,所谓“理想”是指每一步的移动都会使得适应度最大化,而所谓“自由”是指每一个动物都能够进入任何类型的栖所。结论如图 20 所示:这样的分布可以使得在不同栖所的实际适应度均等化。

Parker (1970a)对雄性粪蝇的研究阐明了上述原理。雄性粪蝇以如

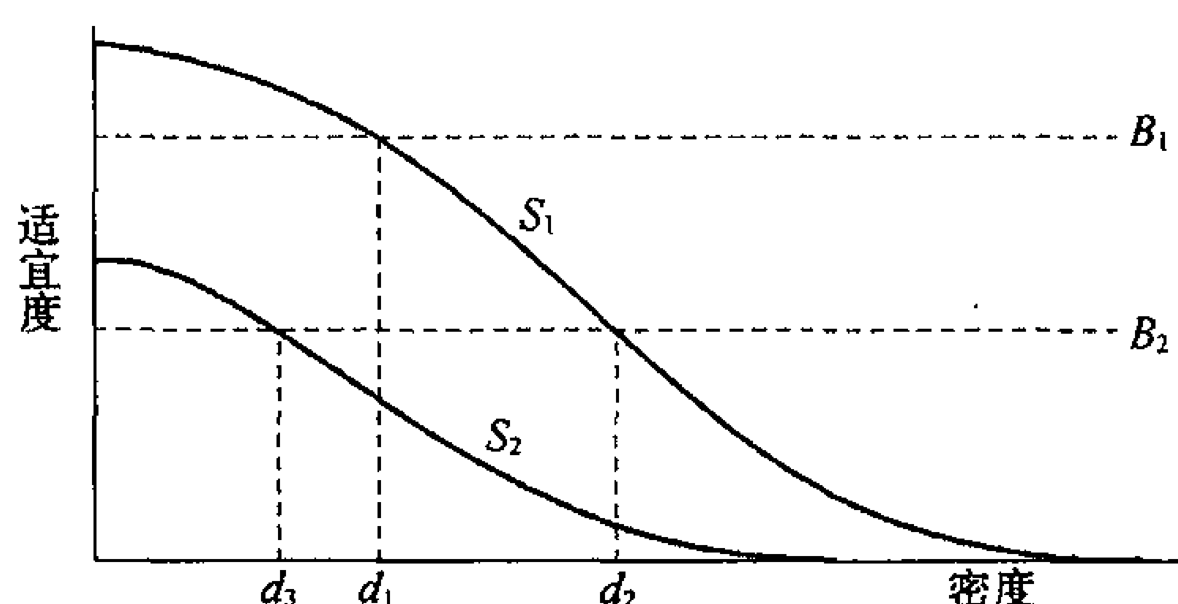


图 20 理想自由分布(Fretwell,1972)。S_1 和 S_2 分别表示两个栖所的适宜程度,它们都是密度的函数。对于种群 B_1,只有栖所 1 会被占据,并且密度为 d_1;对于种群 B_2,栖所 1 和栖所 2 都将会被占据,并且密度分别为 d_2 和 d_3。

下方式在牛粪堆之间移动,当允许有时间搜寻时,交配成功率在不同时间产生的牛粪堆上是相等的。Parker (1974a)证明在单个牛粪堆边上雄性个体的分布也是服从理想自由分布的。雄性个体会在牛粪堆上等候,或者隐藏于周围的草丛中,而且经常处于牛粪堆的逆风处。到来的雌性个体经常是逆风飞到牛粪堆上方,落到草丛上,然后顺风走向牛粪堆。它们避免直接落到牛粪堆上可能是有原因的,如果雌性个体这样做,那么有可能会导致雄性个体之间的争斗从而浪费了雌性的时间,并且有可能会对它造成危险。雄性个体在牛粪堆和草丛之间移动的模式,可以看作雄性密度的函数和产生牛粪堆时间的函数,这种模式和适应度均等化的观点再次相一致。

Kluijver (1951)的关于荷兰大山雀(Parus major)繁殖成功率和迁移的数据很好地吻合了图 20 所做的预测。这种鸟主要在两种栖所营巢,落叶树和松树,成对营巢的现象在前一类栖所中的密度要比在后一类中大五到十倍。实际数据在以下方面与理论模型相吻合:

(1) 在一个给定的栖所中,繁殖成功率和种群的密度成负相关;

(2) 在松树上营巢的那些鸟中,其数量的波动幅度相对较大(波动幅度用最大密度和最小密度之比来衡量)。

(3) 在两类栖所中,尽管在落叶树中繁殖成功率略高,但两者间的区

别并不很大。

从中我们似乎可以看出大山雀建立领土的行为也是符合所预测的理想自由分布。这主要是由从雏鸟到初次繁殖的迁移造成的。在初次繁殖的季节过后，这些鸟会在后续的几年里相当精确地回到原来的栖所。

Witham (1980)描述了一个相当漂亮的对动物根据理想自由分布分配自身的能力的检验。蚜虫(Pemphigus betae)在棉白杨的叶子上形成瘿蚜。Witham 研究了直系母代对地址的选择，这些栖所的异质性较强，不论在树叶内还是在树叶之间都是如此。Witham 发现平均适应度随着竞争密度的提高而下降，并且直系母代在不同性质的栖所中不断调整着它们的密度以使得它们的平均适应度在不同的栖所中相等。他估计直系母代的平均适应度至少达到在它们选择最优行为时的 84%，而真实值应该比这个估计值更高，这是因为在计算最优行为中，他假设雌性的搜寻时间是无限制的，并且不允许这些具有蚜虫领地行为将妨碍自由选址这个事实的发生。

关于理想自由分布的最后一个例子是由 Milinsky (1979)提供的，他的实验研究了刺鱼的行为，见本书前文相关讨论。

五、在一致不变的环境中的种群散布

理想自由分布的概念关注在一个可变环境下动物自身分布的方式。演化博弈论也被应用于在一个一致不变的环境中生物体的分布问题(Hamilton & May,1977)。这是讨论这一工作合适的地方，虽然它并不与混合 ESS 特别相关。

在他们最简单的模型中，Hamilton 和 May 考虑了在一个由大量相同栖所构成的环境中单性生殖的一个雌性种群，每一个栖所能够养活一个成年个体。在生产子代之后，成年的个体会同时死亡。每一个雌性个体都生产后代，其中 m 比例的后代会分散到其他栖所上去，而剩下的 $1-m$ 比例的后代会留下来争夺由它们的母亲空出来的栖所。有 p 比例的移居者会生存下来，并且非移居者也是如此。然后一个个体就在其栖所处

变成成年个体，这个个体是在这个栖所的所有后代中随机选择的。

我们假设 m 是一个由母代的基因型决定的演化变量，由于母代与子代在遗传上是相同的，那么 m 也可以取决于子代的基因型。演化稳定的 m 值如下所示：

$$m^* = 1/(2-p) \tag{7.1}$$

因此即使一个移居者存活的概率非常之小，一个雌性个体生产多于移居者 50%的后代仍然是有利可图的。为什么会是这样呢？从定性的角度说，我们可以很容易地看到不生产非移居者的子代的策略不可能是一个 ESS。假设有两种类型雌性个体，A 和 B，A 类型雌性个体生产的都是非移居型子代，而 B 类型雌性则生产一些移居型的子代也生产一些非移居型子代。在一个世代中，一个由 B 类型雌性占据的栖所不可能在下一个世代中被 A 类型雌性所夺取，这是因为不存在 A 类型的移居者，相反的是，一个由 A 类型雌性占据的栖所就有可能在下一个世代中被 B 类型雌性所占领。因此策略 A，不生产移居者，不可能成为一个 ESS。

Hamilton 和 May 进一步分析了他们模型的更为现实的版本，允许雌性个体不同时死亡的事实出现，并假设每一个雌性个体生产的后代数量是一个随机变量(可以取零值)，并且种群可能是有性生殖的。这些变化倾向于减少演化稳定的移居者比例，但是迁移在一个一致不变的环境中演化这一点仍得以保留。最有意思的一点改动就是性别的引入，这就引入了亲子代冲突的因素(Trivers，1974)。如果移居者的频率是由母代的基因所决定的，那么移居者的频率将比由子代基因决定时来得高。使用他们的例子，下列两种情况都有可能：一颗种子上的冠毛将取决于母亲的基因型，而鸟翼的发育则取决于子代的基因型。

第八章　非对称博弈 I ——所有权

关于对称博弈和非对称博弈之间的差异我们已经在本书前文已讨论过。在这一章中，我将进一步讨论具有下列性质的博弈问题：

(1) 每一个竞争都发生在这样两个对手之间，其中一个个体处于低位 A(比如，它是“资源的所有者”，“个子较大者”，“年纪较长者”)，而另一个个体处于低位 B(比如，它是“入侵者”，“个头较小者”，“年纪较小者”)；

(2) 参与竞争者都清楚地知道它们自己所处的地位；

(3) 参与竞争者可资利用的策略集(比如，战斗，报复，虚张声势等)都是相同的。

个体所处的地位会影响到赢得一场相互争斗的竞争的可能性大小，或者竞争胜利所带来的价值大小。对于那些在博弈中出现不止一个非对称因素，或对所处地位不确定，以及两个竞争者所能够利用的策略集合不相同等更为复杂的情形，我们将在第九章和第十章中进行讨论。

用一个简单的鹰鸽博弈来开始我们的分析是适宜的，其支付矩阵如表 11 所示(表 11 与表 1 完全相同，为了方便起见，在这里重复给出)。然而，我们假设每一场竞争都是在一个所有者(比如，地盘的所有者)和一个入侵者之间展开，并

且竞争者知道它们所处的地位。现在，我们还要假设是否拥有所有权不会改变资源的价值，或者赢得一场相互争斗的竞争的几率，那么，如同在前文所论述的那样，我们可以引入第三个策略 B，"有产者"，也就是说，"如果是所有者，就采取鹰策略；如果是入侵者，就采取鸽策略"。

我们现在给出一个关键的假设，那就是个体处于具体哪个地位的概率独立于其所采取的策略。这相当于是假设不存在基因多效性(pleiotropism)，在影响一个个体是否是所有者的基因和影响其所采取策略的基因之间没有连锁非均衡。当然，对于像 B 那样的策略，一个个体所处的地位与其采取鹰策略还是鸽策略的具体策略相关，我们的假设是策略 B 本身和个体所处的地位无关。

表 11 鹰鸽博弈的收益矩阵

	H	D
H	$(V-C)/2$	V
D	0	$V/2$

当我们假设一个个体所处的地位独立于其所采取的策略时，我们还忽略了一种可能出现的复杂情形。如果一个参与者只参与一次竞争，或者如果一次竞争的结果不会影响到它在下一次竞争中所处的地位，那么上述假设是合理的。如果一个参与者参与了一系列的竞争，那么情况将会变得更为复杂。我们设想竞争是针对地盘的，或者是针对一种能够持续相当一段时间的资源，那么一个在一次竞争中采取鸽策略的动物相比采取鹰策略的动物而言，在下一次竞争中更可能成为一个非所有者。如果那样的话，策略便和所处地位不再独立。在下文中，这一效应将被忽略，但在考虑某些类型的野外试验数据的时候必须加以考察。

给定所处地位和所采取策略之间的独立性，支付矩阵如表 12 所示。在推导该矩阵的过程中，值得注意的是：

表 12　鹰—鸽—所有者博弈

	H	D	B
H	$\frac{1}{2}(V-C)$	V	$\frac{3}{4}V-\frac{1}{4}C$
D	0	$\frac{1}{2}V$	$\frac{1}{4}V$
B	$\frac{1}{4}(V-C)$	$\frac{3}{4}V$	$\frac{1}{2}V$

(a) 所有者以相等的频率选择鹰策略和鸽策略，这是因为在一般情形中，它是一个所有者，而在另一半情形中，它是一个入侵者。

(b) 在两个所有者策略者之间的竞争中，如果一个个体选择了鹰策略，那么另一个个体就会选择鸽策略。

如果 $V>C$，唯一的 ESS 是鹰策略；如果冒受伤的风险去争取资源仍然是值得的话，所有权的因素可能会被忽略。更有意思的情形是 $V<C$，那么唯一的 ESS 便是成为所有者，也就是说所有权这个因素解决了争端并且避免了争斗的发生。

在给出支撑上述原理的例子之前，有两个问题需要我们注意：

(1) 上述结论并不取决于资源的价值或者对所有者和入侵者来说互不相同的获胜几率。Maynard Smith 和 Parker (1976)使用“不相关的非对称性”这个短语来指代这样的竞争。这样可能带来的混乱是，人们总是认为我们讨论的是，在真实的情形中，所有权不会改变博弈的收益。实际上，我们并非讨论这一观点，而且也不持有这个观点。我们的观点是在非对称因素解决竞争之前，讨论是否存在收益的差异是没有必要的。如果因为在某些具体的例子中，的确存在所有权解决竞争的情况，从而得出必然存在与所有权相关联的收益或资源的持有能力的差异这样的结论，那么这是一个逻辑上的错误，而不是事实上的错误。这样的差异有可能存在也有可能不存在，但是即使存在，它也不能够从所有权解决争端这个事实中推导出来。

(2) 所有者所具有的性质也完全适合于策略 X,"如果是所有者,就采取鸽策略;如果是入侵者,就采取鹰策略"。策略 X 所带来的困难之处在于它导致了一种无限的回归现象,因为一旦一个所有者在一场竞争中失败,它便成为一个入侵者,并且有能力赢得下一场竞争。因此,当所竞争的资源只有当其被长期持有才能体现价值时,我们不太会碰到策略 X。但是,正如 Parker (1974b)提出的那样,如果资源是一个能够吃到食物或能够喝到水的地方,很可能会演化形成下列策略,"如果持有资源的时间超过 T,那么就采取鸽策略;否则,采取鹰策略"。唯一一个我所知道的当资源具有更高的永久价值时个体采取 X 策略的现实例子是 Burgess (1976)提出的关于群栖蜘蛛(*Oecibus civitas*)的例子。这些蜘蛛分群生活,但是只建造自己的蛛网及其藏身的洞穴。如果有一只蜘蛛从自己的洞中被赶走,那么它会迅速地离开并闯入另一只同种类的蜘蛛的洞穴中。用 Burgess 的话来说,那就是"如果当入侵者闯入时,那只蜘蛛正好在自己的洞穴中,它也不会向其进攻,而是迅速离开并给自己寻找一个新的藏身之处。这样,一旦第一只蜘蛛受到这样的扰乱,那么从一个蛛网到另一个蛛网的有序的居住转换的连锁反应过程将会持续几秒钟,这经常导致总体中大部分蜘蛛从它们原来自己的洞穴到一个陌生的洞穴的转移。"

尽管存在这样的古怪新奇的例子,但更为常见的是以有利于所有者的方式来解决竞争。为了确立所有权是解决特定类型竞争的暗示信号的观点,仅仅展示在竞争中所有者往往取得胜利的事实还是不充分的。很有可能的是,竞争是通过主观估计或是实际战斗并根据个头的大小或力量的强弱来解决的。如果这样的话,所有者作为曾经的胜利者,便有可能比较强大,并且即使所有权本身没有被用作一个暗示信号也能够获得更多次竞争的胜利。所以,进一步明确以下两点是十分必要的:第一,根据谁是所有者这个原则,两个参与竞争的动物之一将赢得竞争;第二,如果两个竞争者都认为自己是所有者,那么一场升级的战斗就会随之发生。现在我们不讨论那些能使上述附加观点成立的实例。在每一个实例中,都存在复杂的因素,因而说鹰—所有者—鸽(H - B - D)模型只是事实全貌的一个剪影也并不令人惊讶。

Kalmus (1941)在一张训练桌上，以糖作为食物训练意大利蜜蜂。只要桌上还存在大量的糖，这些蜜蜂就能够容忍那些寻找食物的高加索蜜蜂。但是如果食物已经短缺，高加索蜜蜂就会被赶走。在第二个实验中，高加索蜜蜂被训练在桌上吃糖，当食物稀缺的时候，它们也会把意大利蜜蜂赶走。通过供给丰富的食物，这两种类型的蜜蜂都能够被训练得分享同一种食物。如果食物变得稀缺，Kalmus 报告说"一场全面的战斗爆发了"。用正式的语言我们说，这种情况正好满足上文提到的要求，那就是所有权是一个相关的暗示信号，但是，我仍然有两点保留意见：第一，决定蜜蜂是否保卫食物源的决定因素不是优先所有权，而是从自己蜂巢里出来的工蜂的数量；第二，Kalmus 发现对食物源的保护不是针对来自其他蜂巢的工蜂，而是为了保护同一种群的蜜蜂虽然在抵抗这些工蜂时，蜂巢得到了保护，但是这类行为的相关性可能并不高。

一个更加完整的实证是由 Kummer、Gotz 和 Angst (1974)提供的，他们研究了为争夺配偶发生在雄性阿拉伯狒狒之间的竞争。在野外，一只雄性的阿拉伯狒狒与若干雌性狒狒形成了长期的关系。研究发现如果雄性个体 A 被允许和另一只陌生的雌性发生关系，那么另一只观察到这个情况的雄性个体 B 不会立刻向 A 挑战其所有权。如果随后雄性个体 B 与一只雌性狒狒发生关系，那么它也不会马上受到 A 的挑战。如果两个雄性个体都认为自己是同一个雌性狒狒的主人的话，那么一场升级的战斗的确能够在这两只雄性狒狒之间发生。很清楚地看到，正是所有权这个因素在解决争端中起到决定性的作用，而不是其他任何可以预见到的在体型大小和力量强弱上的差异。然而，Bachmann 和 Kummer (1980)发现雌性个体的选择也会对结果产生某种影响。在一个实验的环境中，如果雌性在选择测试中更喜欢某个雄性主人，那么那些处于中低地位的雄性就会对这位雄性所有者显示出较高的尊敬，而那些占有优势地位但非所有者的雄性个体也不会根据雌性的偏好来改变它们的行为。这是有道理的，因为如果一个雌性个体更喜欢一个雄性它就会倾向于呆在该雄性的身边，并且对该雄性来说它具有更高的价值。存在证据显示在野外雌性个体选择是相关的。Abegglen (1976)观察了一个这样的狒狒种群，

在这个种群中，雄性个体之间的争斗导致了很大范围的雌性个体的再分配。一些母女由于争斗而被迫分开，但是它们在几个月之后又重新团聚，这个事实表明它们的偏好已经影响了事件的发生过程。

下面我们总结下 Hamadryas 狒狒这个案例：在成年雄性个体之间，为了争夺雌性而存在升级的斗争，而且有证据表明雌性个体的选择既能够影响这样的争斗的开端，也能够影响其结局。然而，大多数潜在而实际没有发生的竞争都是由更为重要的所有权这个因素来解决的，而并不需要取决于对竞争者战斗力差异上的认识。

Davies (1978)研究了在斑点树蝶(Pararge aegeria)之间的竞争地盘的行为。在林地上，雄性树蝶占据着日光的光斑，并且随着太阳的移动而移动。Davies 的研究发现，大概 60%的雄性树蝶在任何时刻都占据着光斑，而剩下的树蝶则在树阴下盘旋巡逻。如果太阳还没有下山，所有的雄性都会在低空盘旋。当另一只昆虫飞过时，占据地盘的雄性个体便会飞上去与其相遇。如果这个入侵者是雌性，这两只树蝶往往停留下来，继而发生的是求偶的行为；如果这个雌性不曾经过交配，那么它们便会飞到树阴之下，在那里往往会出现交配的行为；如果入侵者是雄性，在一个较短暂的盘旋飞行(3 到 4 秒)之后，一个雄性回到了地盘，而另一个雄性则飞向树阴。通过对动物做标识，研究发现往往是原来的主人回到了地盘上；最后，如果入侵者是一个不同的种类，占据地盘的雄性便会忽略它然后回到自己的地盘上去。

如果把一个雄性树蝶从其地盘上赶走，那么很短几秒钟之内就会有另一个雄性个体从树阴上飞下来占据这个位置。雄性树蝶并不能够在它们的地盘里得到食物，但是那些占据光斑的雄性个体可以遇上更多的雌性个体和求偶的机会。雄性个体的寿命近似服从均值为 7 天的指数分布。如果新的地盘由于太阳的移动或是云层的移开而出现，那么那些在树阴下盘旋的雄性个体往往就能够在以后几天得到一块地盘，有时候在同一天就能够得到。因此，占据一块地盘的确能够增加适应度，但是并不能实现很大程度的提高。

如果一个雄性所有者只在一个地盘上停留了几秒钟的时间，那么

Davies 能够证明正是所有权决定了这种竞争。如果一个雄性个体被人为地从其地盘上取走，并暂时放置于捕捉网中，直到有一个新的雄性个体停留在这个地盘上才将其释放，在所有这种的情况下，新来的主人能够成功地保持地盘的所有权。令人惊讶的是，在这样情况下的竞争所持续的时间不会比典型状态下的竞争持续时间(3 到 4 秒)来得更长。让每一对雄性个体都轮流地拥有同一块地盘是可以做到的，可以看到面对入侵者，每一个个体都能够成功地守卫自己的地盘。最后，Davies 在一些实验中将第二个雄性个体在所有者没有注意的情况下引入地盘，那么当某个雄性个体飞到空中时，立刻会受到另一个个体的挑战，随后发生的便是相互盘旋的飞行，这些飞行的平均持续时间为 40 秒，这比在典型状态下竞争的持续时间长 10 倍左右。

正如在 Kummer 对阿拉伯狒狒的研究一样，这些结果都很好地拟合了"鹰—鸽—所有者"博弈模型所预测的结果，但是仍然存在更为复杂的情形。其中主要的一个问题是，如果存在一个较大面积的光斑，那么若干个雄性个体就会占据着这个地盘并且可以容忍其他个体的存在。Davies 发现每个光斑上雄性个体的数量服从理想的自由分布(见第 92 页)：每个雄性个体能够预期到的与雌性相遇的次数与光斑的大小相独立。然而，这个现象是如何形成的，这个问题仍不为人所知。

在 L. E. Gilbert 博士对雄性凤蝶(Papilio zelicaon)的研究中(私人交流)也能够得到相类似的结论，雄性凤蝶争夺小山顶的地盘。所有者总是在竞争中取得胜利，并且如果两个雄性个体都认为自己是地盘的所有者，那么就会有一场升级的争斗(在实验中，这两个雄性个体被允许隔天轮流拥有同一个山头)。Baker (1972)发现在孔雀蝴蝶(Inachis io.)中更为复杂的一个情形，雄性的蝴蝶把荨麻的斑点作为地盘，这些地方是雌性蝴蝶产卵的处所。一般情况下，在盘旋飞行之后，所有者能够赢得竞争的胜利。但是，有些时候另一个雄性个体会赢得这个地盘，这或许是由于原来的主人总是向某个雌性示爱。一个更长时间的盘旋飞行继而展开，在这种情形下，原来的所有者经常但不总是能够获得竞争的胜利，这有可能是因为当盘旋飞行中断后，这个入侵者不能够找到返回原来的地盘的路

径。如果两个雄性竞争者的确都回到了原来的地盘，那么一次接一次的盘旋飞行就会发生，最终的赢家必是那个更为强壮的飞行者，它能够在其对手上方和后面持续飞行。

最后一个在竞争的解决过程中有关所有权的重要性的例子取自 A. Pusey 和 C. Packer 博士对狮子行为的研究（私人交流）。雄狮种群通过相互合作来赢得对雌性狮群的控制，但是一旦控制了一个雌性狮群，雄狮之间便开始争夺发情期的雌狮。一只雄狮会形成对一只处于发情期的雌狮的排他性的配偶关系，并且会防止其他雄狮接近这只雌狮。只要与雌狮交配的那只雄狮拥有清晰的所有权，那么作为其对手的雄狮不会正式向其所有权发出挑战。一只雄师可能在一个发情期内是该雌狮的所有者，但在下一个发情期中，可能成为争夺该雌狮的竞争者之一。一只雄狮也可能在某只雌狮的所有发情期内连续地保持配偶关系，每个发情期都持续若干天的时间。但是雄狮之间会为争夺雌狮的所有权而争斗，一只雄狮可能会在某雌狮显示其愿意接受为伴侣的信号的若干天之前把该雌狮保护起来。

更有意思的是，在某些情形中，在同一个合作组中的两只雄狮会对雌狮的占有权展开竞争。这种争斗只在两种情况下出现，这两种情况的共同点在于所有者和非所有者之间的非对称性消失了。第一种较为明显的情况是，所有者由于闲逛远离了雌狮，这时所有权变得比较模糊，使得入侵者有机会接近这只雌狮；第二种情况发生在当两对狮子配偶相互接近的时候，此时，非对称因素不再存在，一场争斗便随之发生，一只雄狮会设法得到另一只雌狮，这样便可以同时控制两只雌狮，但是在一些情形下，并没有出现这样的企图，并且搏斗看上去只是因为一个雄性所有者不堪忍受另一个雄性所有者的出现而爆发的。后面这种情形给出了有关非对称性在解决争端中重要性的一个生动的例子（因为它违背直觉）。在考虑这个情形的时候，重要的是我们应该看到两个雄狮之间争斗的代价是非常之高的，不但争斗本身存在受伤的风险，在其对手受伤的情况下，一只雄狮即使没有受伤也会付出很高的代价，这是因为一个受伤的雄狮种群在面对其他种群入侵时，比较难以成功保卫雌性狮群。因为代价的高昂，

对非对称性因素的依赖将变得很强，而且在非对称因素消失的那些相对罕见的情形下，战斗升级所带来的风险也相应非常之大。

在推导表 12(第 98 页)中所做出的一个假设是所有者和入侵者所得到的回报是相等的，但这往往是不现实的。一块地盘的价值可能对所有者来说会比较大些，因为它已经了解了食物的分布以及隐蔽的处所等知识。在某些情形中，掌握所有权会在一场升级的斗争中显示出优势。博弈回报的不平等在其他类型的非对称因素存在时也经常出现，比如动物体型大小和年龄。回报的不平等性并不是非对称因素能够解决竞争的必要条件(虽然这个结论将在后文中讨论非对称的消耗战时被修正)，然而，如果回报的不平等性的确存在，那么它们的确可以影响博弈最终的结果。

我首先讨论的是非对称的鹰鸽博弈，在讨论这个例子的过程中，我将忽略上文所提到的“无限回归”问题，这是因为我想把讨论的问题应用于一般性的非对称竞争中，而不仅仅是应用于只有所有权问题的竞争中。然后我将把讨论转到非对称的消耗战这个在概念上更为困难的问题上来。

考虑第 98 页上所描述的竞争，但这里我们假设资源对所有者的价值为 V，而对入侵者的价值为 v。如果我们假设资源的价值对所有者和入侵者来说都是相同的，但是它们赢得一场升级的战斗的几率并不相同，那么我们也可以得到相似的定性的结果。存在四种可行的策略：H 表示鹰策略；D 表示鸽策略；B 表示如果是所有者则采取 H，如果是入侵者则采取 D；而 X 表示如果是所有者则采取 D，如果是入侵者则采取 H。博弈的回报矩阵如表格 13 所示。如果我们考虑表格 14 所列示的具体数值的两个案例，我们很容易看到所将发生的一切。案例(i)中存在两个纯策略 ESS，也就是 B 和 X，对策略 B，当胜利带来的价值较高时将采取升级的战斗，因而 B 可称为是“常识的(common-sense)”ESS，而对于策略 X，当胜利带来的价值较低时采取升级的战斗，因而是一个“悖论的(paradoxical)”ESS。在案例(ⅱ)中，只存在常识的 ESS。从表格 13 我们可以得到，仅当 $v/2>(V+2v-C)/4$ 或者 $V<C$ 时才存在一个悖论的 ESS；否则，H 策略就能够侵害种群。

表 13 在资源价值对所有者的价值为 V 而对入侵者为 v 的条件下的鹰—鸽—所有者博弈

	H	D	B	X
H	$\frac{1}{4}(V+v-2C)$	$\frac{1}{2}(V+v)$	$\frac{1}{4}(2V+v-C)$	$\frac{1}{4}(V+2v-C)$
D	0	$\frac{1}{4}(V+v)$	$V/4$	$v/4$
B	$\frac{1}{4}(V-C)$	$\frac{1}{4}(2V+v)$	$V/2$	$\frac{1}{4}(V+v-C)$
X	$\frac{1}{4}(v-C)$	$\frac{1}{4}(V+2v)$	$\frac{1}{4}(V+v-C)$	$v/2$

表 14 表 13 中博弈的二种情形。情形 1：$V=16$；$v=8$；$C=20$；情形 2：$V=20$；$v=8$，$C=16$

	情形 1					情形 2			
	H	D	B	X		H	D	B	X
H	−4	12	5	3	H	−3	14	8	5
D	0	6	4	2	D	0	7	5	2
B	−2	11	8	1	B	2	13.5	10	3
X	−6	7	1	4	X	−4	7.5	3	4

到目前为止，我们只看到策略 B，以及有时候的策略 X 与其他纯策略相比是稳定的。那么它们能否抵抗混合策略的入侵而继续保持稳定呢？如果 B 或 X 都不是可行的策略，唯一的 ESS 将是一个混合策略，在情形 1 中，采取 H 策略和 D 策略的概率分别是 0.6 和 0.4，在情形 2 中分别是 0.7 和 0.3。我们把这样的混合策略称为 M 策略，我们在表格 15 中写出了新的回报矩阵。

在情形 2 中没有新情况出现，策略 B 仍然是唯一的 ESS。但是，对于情形 1，虽然悖论的策略 X 是一个 ESS，但它并不能够侵入采取混合策略的种群。这样，如果我们从一个忽略非对称因素并且采取混合策略 M 的

生物所构成的种群出发(或者,或许是达致了相应的遗传多态性),那么一个采取 B 策略的突变异种就能够侵入整个种群,并使之演化到常识的 ESS 状态,但是在这种情况下无论如何也不可能达致一个悖论的 ESS,即使它本身是稳定的。

表 15 当 M 可能是混合策略时表 14 中博弈的支付矩阵

	情形 1				情形 2		
	M	B	X		M	B	X
M	4	4.5	2.5	M	2.1	7.1	4.1
B	4.5	8	1	B	5.45	10	3
X	0.5	1	4	X	−0.55	3	4

所以,悖论的 ESS 似乎更多的是出于数学上的好奇,在实际的自然环境中这种状态几乎不会出现。然而,我们假设一个物种在一个非对称的博弈中处于常识的 ESS 状态,并且假设博弈的回报发生变化使得悖论的 ESS 及其相应的策略变成常识的策略。假设博弈的回报并不是如此剧烈的变化以使得悖论的 ESS 不稳定,即使如果回报固定不变而使得种群不能够获得这个策略,种群也将保留住这个策略。我还没有发现由那些胜利价值对其而言相对较低的竞争者按惯例获得竞争胜利的例子。但是存在数学上相似的情形,在这些情形中,竞争的胜利按照惯例总是由那位最不可能赢得一场升级战斗的竞争者获得。在前文所讨论的有关冬季的卡森氏雀群中优势地位的问题就是这样的一个例子。

这些有关悖论的 ESS 的例子或许不必如此认真对待。这样的 ESS 必然是罕见的,因为它们不可能从一个忽略非对称性并因此采取混合 ESS 的种群中简单地演化达到。在一个争夺价值为 V 的资源的对称消耗战中,竞争的 ESS 是满足下式的准备持续竞争的时间 x,即 $p(x) = \exp(-x/V)/V$。现在假设每一场竞争都是在所有者和入侵者之间展开,但是所有权这个因素不能够改变 V 的值。在早先的一个讨论中(Maynard Smith, 1974),我错误地认为新的 ESS 是“如果是所

有者，则选择 M；如果是入侵者，则选择 0"，其中 $M>V$。我们把这个策略称为 B，并且把忽略所有权的策略称为 I。博弈的回报矩阵如表 16 所示。

表 16 非对称的消耗战中的支付矩阵

	I	B
I	0	$Ve^{-M/V}$
B	0	$V/2$

如果 $M>V$，那么 $E(I,\ B)<V/e<E(B,\ B)$，所以 B 策略者不会被 I 策略者所侵害。根据这个论点的思路，Maynard Smith 和 Parker (1976) 研究了如下的竞争，在这些竞争中，资源对所有者的价值 V 要大于对入侵者的价值 v，并得出结论（正如刚刚分析的鹰鸽博弈一样）常识的 ESS 和悖论的 ESS 将同时存在，但是只有常识的 ESS 才能够侵害采取 I 策略的种群。

这个论点的问题在于它没有解释 M 策略是如何被固定下来的。由于在一个纯粹由 B 策略者（或者纯粹由 X 策略者）构成的种群中，任何正的 M 的值与其他值都一样，这个数值会随意移动。

走出这个困境的一个自然的方法是由 Parker 和 Rubinstein (1981) 提出的，并且由 Hammerstein 和 Parker (1981) 做了进一步的发展，这个方法假设参与竞争的个体以一个很低的频率 F 错误地判断了自己所处的角色。这样设想一个采取策略 B 的种群，如果是所有者，则选择 M，而如果是入侵者，则选择 0，其中 M 可以是一个纯策略或混合策略。表 17 展示了个体，即"自我(ego)"所参与的这样的竞争可能出现的类型以及相应的频率。

在那些与策略 M 演化有关的竞争中，竞争者双方都选择了 M 策略。对于自我(ego)，也如其对手一样，当胜利的回报是 V 或者 v 时，这些情形以同等频率出现。因而，在 ESS 状态下，M 由下列概率分布来确定。

表 17 在非对称消耗战中"自我"所参与的竞争的类型

	"自我"的选择	对手的选择	频率
Ego is owner Value V	M	0	$(1-F)^2/2$
	M	M	$F(1-F)/2$
	0	0	$F(1-F)/2$
	0	M	$F^2/2$
Ego is intruder Value v	0	M	$(1-F)^2/2$
	0	0	$F(1-F)/2$
	M	M	$F(1-F)/2$
	M	0	$F^2/2$

$$M = p(x) = (1/\bar{V})e^{-x/\bar{V}},\text{其中 } \bar{V} = (V+v)/2 \qquad (8.1)$$

我们现在要问，是否一个采取异于当是入侵者时选择 0 的策略的突变异种能够在种群中扩散开来。问题的答案是不可能，倘若 $v<V$ 成立的话。由此得出结论：常识的策略"如果是所有者，则选择 $p(x)$；如果是入侵者，则选择 0"是一个 ESS，而悖论的策略不是一个 ESS，倘若 $v<V$ 成立。更进一步，在满足 $v=V$ 的非对称消耗战中，并不具有一个稳定的所有者的 ESS，这是因为这样的一个策略可以被选择性中立的突变异种所侵犯，这些突变异种都忽略了非对称的因素。

总结一下，在具有有限离散可行纯策略集合的鹰鸽型非对称博弈中，可以同时存在常识的 ESS 和悖论的 ESS，但是只有采取前一个策略的突变异种才能够侵害这样一个种群，在这个种群中，所有成员都忽略了非对称因素并采取合适的混合策略。在具有连续分布的可行行动集合的消耗战型非对称博弈中，如果我们能够假设在角色识别中会有错误发生，那么这种博弈就可以纳入分析。如果那样的话，并且如果对应两个角色所得回报互不相等，那么只有常识的 ESS 存在，那就是说，那个获胜的价值对其来说相对较大的竞争者能够赢得这场竞争，并且其他的竞争者会以较低的代价退出竞争。

在具有相等回报的非对称消耗战中，会出现数学形式上异常的情形，

在这个情形中，存在一个相互等价、中性稳定的均衡状态的集合，这些均衡状态从一个不顾所处角色一律采取 $p(x) = (1/V)\exp(-x/V)$ 的策略变化到"如果是所有者时，采取 $p(x)$；如果是入侵者时，则选择 0"的策略。在实践中，种群总会被引致一个常识的 ESS，这或是由于博弈回报和获胜概率的不均等，或者由于可行策略集合中连续性的缺失。

最后一个问题致力于讨论鹰鸽博弈模型和消耗战博弈模型之间的相对适宜性——这种比较的产生是因为前一个模型暗示了 ESS 存在的类型，其中悖论的 ESS 是一个例子，而在后一个模型中则不被允许。关键的差异在于一个离散的和一个连续的可行策略集合之间。这样我们假设，从炫耀行为向身体接触转变的过程中，一个动物将自己放在这样一个位置，在这个位置中，它不可能在避免某种有限但却无法控制的受伤风险的情况下逃脱争斗，此时一个鹰鸽博弈的模型将是合适的。与之相反，对于一个能够在中途任何时刻都可以无风险地终止的竞争，用一个消耗战的模型来处理则更为恰当。

第九章　非对称博弈Ⅱ——分类及例证

在上一章中，讨论了具有单一非对称因素的竞争类型，并且在这种竞争开始之时参与竞争的双方便清楚地了解这个非对称因素，最明显的一个例子便是在资源的所有者和入侵者之间存在的非对称性。而在实际的生物的竞争中，会出现许多复杂的情形，下面列示的对非对称博弈的一个分类主要的目的是作为第八章到第十章的一个导论，但其并不能穷尽所有可能的情形。

1. 单一的非对称因素在竞争开始时便出现，并且参与竞争的双方都确定无疑地了解这一点。

(1) 非对称性与博弈回报或 RHP(资源持有能力)都不相关；

(2) 博弈回报和/或 RHP 在两个角色之间是互不相同的；

(3) 与博弈回报和 RHP 一样，策略集合在两个角色之间也是不同的(例如，雄性—雌性竞争和亲代—子代竞争)。

类型(1)和(2)都是上一章的话题。类型(3)将在第十章中予以讨论。

2. 只有单一的非对称因素，但是每个竞争者只知道自己所处的状态。这便是"具有随机回报的博弈"，这种博弈在第三章

和附录七中进行讨论。

3. 只有单一的非对称因素，但其相关信息并不确定(例如，在体型大小或力量上的差异)。这样的竞争包含一个“估计摸索”的阶段。如果在这个估计摸索阶段中所获得的信息是不确定的，那么相当难度的理论问题将会出现。

4. 存在多于一个的非对称因素

这一章致力于处理类型 3 和类型 4。首先，我将讨论能够获得有关非对称性的明确信息的情形，这不会出现特别的困难，如我们所料想的那样，一个评估核定的非对称因素能在不经过升级的战斗下解决竞争问题，一些解释性的例子将随之给出。然后我将把讨论转到更加深入，但或许又更加现实的例子中来，在这些例子中，体型和所有权的非对称性会同时呈现。最后我将把蜘蛛作为一个解释性的案例，来讨论同时还存在资源价值差异的博弈情形，但是其中资源价值的差异只有所有者才知道。

然而，我们首先将讨论的是 Selten (1980)的一个定理。这个定理告诉我们一个非对称博弈，如果其非对称性为双方竞争者所明确地知道，那么这个博弈不会存在一个混合 ESS。那就是说，没有一个混合 ESS 能够满足条件(2. 4a, b)。想要明白其中的道理，我们使用归谬的方法来进行推导。设想一个竞争者可以处于角色 1 或者角色 2，并且假设存在一个混合 ESS:“处于角色 1 则选择 I 策略；处于角色 2 则选择 J 策略”，其中 I 是一个混合策略:“以概率 p 选择 A 策略，以概率 1—p 选择 B 策略”，J 策略可以是纯策略也可以是混合策略。那么，根据 Bishop-Canning 定理(附录三)，面对 J 策略者，策略 A、B 以及 I 的回报一定是相等的。所以，为了证明 I 是一个 ESS，那么我们就必须证明面对 A 策略者时 I 策略将比 A 策略更好，并且类似地证明相应的 B 策略。但是我们不能够这样做，因为 I、A 和 B 对角色 1 而言是适宜的，于是它们从不彼此相遇。换言之，不存在我们假设的 ESS 满足判别条件(2. 4a, b)的可能性。

Selten 定理可以通过更加有说服力的方法进行证明。然而，我们必须清楚我们所证明的问题。那就是没有一个混合策略能够满足条件(2. 4a, b)。但是，一个保持中性稳定的混合策略 I，也就是 I、A 和 B 都具

有同样的回报的情形，的确是有可能存在的。事实上，当我们在讨论非对称的消耗战中(第 108 页)，我们已经遇到过这样的问题。假设一个资源对所有者而言价值为 V，而对入侵者而言价值为 v，其中 $V>v$。那么，在消耗战中，策略"当作为所有者时，选择 $p(x) = \exp(-x/V)/V$；当作为入侵者时，选择 0"是一个混合策略，但是它并不是一个 ESS，因为它仅仅对于选择其他成本的所有者的突变异种是中性稳定的。为了分析这个博弈，我们必须假设在角色识别中有错误会发生，于是入侵者有时候的确会选择 $p(x)$。那么 Selten 定理不再成立，因为竞争者所处角色并不确定知道。可以证明的是，在这种情况下，$p(x)$的确成为一个 ESS。这样 Selten 定理不能够排除一个非对称博弈具有中性稳定混合策略的可能性，如果在角色识别中有错误发生，那么这样的策略能够成为博弈的 ESS。

把 Selten 定理谨记在心，我们现在考虑在动物竞争中"评估"这个角色。首先假设可以清晰地区分竞争者双方的差异，比如体型大小，它是一个赢得升级战斗的很好的预测因子。现在我们可以在鹰鸽博弈中引入一个新的策略 A，或称为"评估者"，如果体型较大则选择鹰策略，如果体型较小则选择鸽策略。博弈的回报矩阵如表 18 所示。正如所料，如果升级的战斗存在成本，那么 A 便是这场博弈的唯一的 ESS。

表 18　鹰—鸽—评估者博弈

	H	D	A
H	$\frac{1}{2}(V-C)$	V	$\frac{1}{2}(V-C)$
D	0	$\frac{1}{2}V$	$\frac{1}{4}V$
A	$\frac{1}{2}V$	$\frac{3}{4}V$	$\frac{1}{2}V$

现在我们可以用如下两种途径将这种博弈复杂化，假设"估计摸索"的阶段本身对两个竞争者而言都存在成本 c，满足 $c<C$，C 表示在一场升级的战斗中失败的代价。我们还要假设尽管体型大小的差异可以被清晰地衡量出来，但它并不是预测哪个竞争者将赢得升级的战斗的一个很好

的因子。这样一个动物很可能确信其是体型较大者，但它不能确信能够赢得一场争斗。令 x 为体型较大的动物赢得竞争的概率，博弈的回报矩阵如表 19 所示。在这里和以后的有关非对称竞争的支付矩阵中，值得注意的是，在矩阵每一格左下方的数字都表示采取列示于矩阵左侧的策略的参与者所得到的回报。在寻求该博弈的 ESS 中，我们从泽尔腾定理(Selton's theorem)可知，只有纯策略的 ESS 能够存在。注意到如果评估核定过程出现了含混不清的结果，于是一个参与者便不能够确信其是否是体型较大者，此时上述定理将不再适用。

表 19 在鹰—鸽—评估者博弈中，评估成本为 c，体型较大的参与者在战斗升级后获胜的概率为 x，矩阵每一格左下方的数字表示选择矩阵左侧策略的参与者得到的支付

	H	D	A
H	右上：$\frac{1}{2}(V-C)-c$ 左下：$\frac{1}{2}(V-C)-c$	右上：0 左下：V	右上：$\frac{1}{2}[Vx-C(1-x)]-c$ 左下：$\frac{1}{2}[V(1-x)-Cx]+\frac{V}{2}-c$
D	右上：V 左下：0	右上：$V/2$ 左下：$V/2$	右上：V 左下：0
A	右上：$\frac{1}{2}[V(1-x)-Cx]+\frac{V}{2}-c$ 左下：$\frac{1}{2}[Vx-C(1-x)]-c$	右上：0 左下：V	右上：$\frac{1}{2}V-c$ 左下：$\frac{1}{2}V-c$

如果满足下列两个条件，评估者策略 A 将成为一个 ESS

(1) $c<\frac{1}{2}V$

(2) $Cx>V(1-x)$

如果满足以下两个条件，鹰策略 H 将成为一个 ESS

(1) $c<\frac{1}{2}(V-C)$

(2) $Cx<V(1-x)$

注意到对同一组参数值而言，评估者策略和鹰策略哪一个成为 ESS 是非此即彼的，而不能够相互替代：在评估核定之后，对于体型较小的参与者而言，或是值得继续竞争，或是应该放弃。

有利于使评估者策略成为一个 ESS 的因素如下所示：

(1) 评估核定的代价低廉(c 值较小)；

(2) 升级的战斗较为危险(C 值较大)；

(3) 体型大小是预测竞争获胜的良好因子($x\simeq 1$)。

上述第三个因素绝不是关键的，事实上，如果战斗升级的确十分危险($C\gg V$)，此时即使 $x<0.5$，评估者策略也能成为一个 ESS。这是悖论策略的一个例子(见第 87 页)，即"如果体型较小，则选择升级的战斗；如果体型较大，则选择撤退"。

Maynard Smith 和 Parker (1976)把对一个相似模型的分析推广到评估体型大小过程本身具有不确定性的情形中。这引致了下述困难，即使在一个全部由"评估者"构成的种群中，当两个竞争者中个头较小的那位由于错误估计而认为自己个头较大时，竞争升级仍然会出现。尽管出现了这个难题，这还是告诉我们对于一个较大范围的参数值而言，评估者策略"如果估计认为对手体型较小，则采取升级的战斗；如果估计认为对手体型较大，则采取炫耀的策略" 仍然是稳定的。在实践中，不精准的评估的最为重要之处在于，即使当一个种群处于"评估者"ESS 状态下，升级的战斗虽然是小频率事件，但仍然可能发生。

上述的评估策略是否能在自然界中观察到呢？我们想要说明的如下所示：

(1) 竞争者之间某些特性的差别能够被竞争者所察觉，并将其用于解决竞争而避免竞争的升级；

(2) 在竞争的第一个阶段中所表现出的行为能使动物感知到相互间特性的差异；

(3) 上述特性应该满足下面的条件：如果想要显示出其具有很高的数值，那将是非常昂贵的，否则，评估者策略将易受到欺骗行为的侵犯；

(4) 上述特性应该与能否取得战斗胜利直接相关。正如上文解释的

那样，这个条件并不是关键的，但它合乎人们的预期。

许多学者已经指出在搏斗中所使用的某些器官会被优先用于炫耀，而且这样的炫耀行为可以避免竞争的升级并结束竞争。Geist (1966)指出，在 Stone's 绵羊(Ovis dalli stonei)中，角的大小相比体型大小来说更具有可变性。在雄性绵羊之间的竞争性遭遇战中，羊角都被用来作为炫耀的武器，并且当一头公羊闯入一个新的羊群中时，它参与的绝大多数的互动行为都发生在与其有相同的羊角发育程度的公羊之间。对羊角的评估看似被用来决定那头新来的公羊在羊群的优势阶层中所处的地位，从而避免了战斗升级的发生。与之类似，Parker (1977a)指出狒狒(Papio anubis)的战斗能力随着犬齿的磨损和受伤程度的上升而下降，并且在竞争性遭遇战中，犬齿在张口吼叫的炫耀行为中发挥作用。Motton (1977)拓展了早期的 Collias (1960)的一个评论，指出在鸟类和哺乳动物中，低沉的声音经常与攻击性行为相联系，而具有较高音调的声音则与畏惧或平静的心情相联系。他认为这种联系是演化的结果，因为低沉的声音经常与较大的体型联系在一起。对评估策略更为细节的分析将在马鹿和蟾蜍的例子中给出。

Clutton-Brock 和 Albon (1979；另见 Clutton-Brock 等，1979)研究了在马鹿(Cervus elaphus)战斗能力的评估中吼叫的作用。在九月末和十月初，雌性马鹿聚集在一个特定的区域，雄鹿将它们包围起来，这些雌鹿将在单身的种群中度过这一年剩下的时光。在雄鹿之间会展开对雌鹿种群即“妻妾群”(harem)占有权的竞争。年龄在 7 岁到 11 岁的雄鹿个体能够最成功地占有一个妻妾群。在这个年龄范围内，一只雄鹿可以控制一个妻妾群达 2 到 4 个星期，在这段时间内，它有可能必须与其他雄鹿战斗，这种战斗平均 5 天一次。雄鹿控制妻妾群的成功概率，在年龄组内以及年龄组间都存在着极大的差异。在雄鹿周期性的发情期内，雄鹿将损失 20%的体重。搏斗具有潜在的危险性：每年都有 6%的雄鹿受伤，这标志着在雄鹿的一生中，大约有 25%的可能性受到严重的伤害。搏斗对于一个妻妾群的所有者来说也有很高代价，因为在一场拖延的战斗中，它的妻妾群将会被较年轻的雄鹿所驱散。

这样，在一方面搏斗的能力有助于繁衍的成功，但另一方面，搏斗代价较大并且存在潜在的危险。所以，如我们所预料那样，评估核定过程将有助于解决竞争。图 21 展示了在两只 6 岁以上的雄鹿间发生的 50 次竞争的过程，这两只雄鹿在相距 100 以内时，便开始相互接近。在这些竞争中，只有 14 个场合出现了升级的战斗，并且除了一场竞争以外，这些升级的战斗或是发出吼叫的竞争，或是以平行行走(Parallel walk)，或者兼具两者最为竞争的开始。如果认为这些行动都与对战斗能力的评估相关联，这一观点具有充分的理由的。

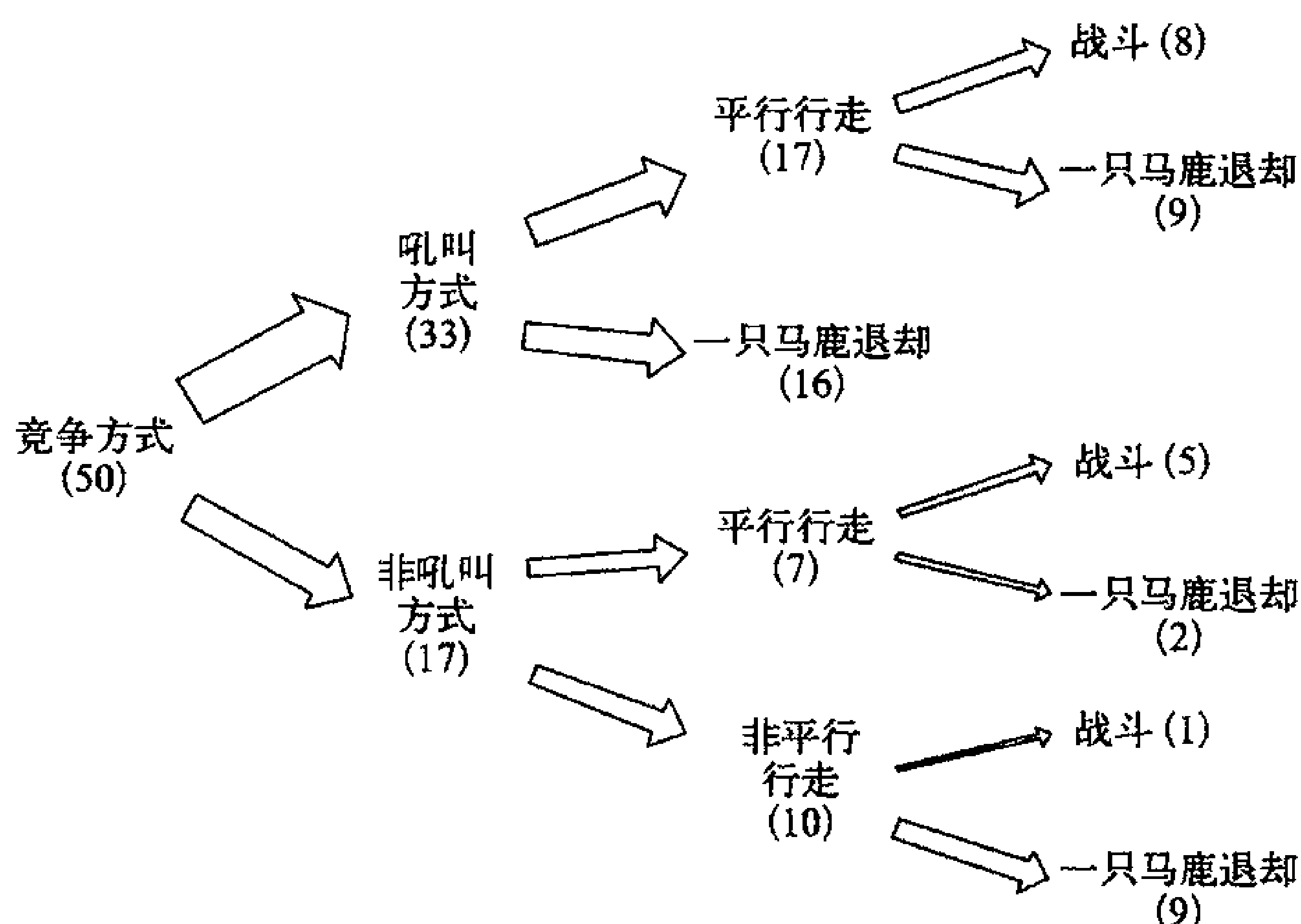


图 21 雄马鹿吼叫竞争过程示意图(根据 Clutton-Brock 与 Albon 1979 的资料整理)

在一场吼叫的竞争中，雄鹿经常轮流吼叫，并且将其吼声直接冲着对方。对于十头成熟的持有妻妾群的雄鹿而言，估计由战斗能力(基于在实际与对手搏斗中胜利的情况，并且对手胜利的情况也是清楚的)和吼叫频率(在一场竞争中，平均每分钟吼叫的次数)两者构成。在这两个测量指标之间存在一个显著的相关性，相关系数达到 0.80。在具有达致相同的吼叫能力的雄鹿之间争斗最为频繁。这些学者认为吼叫频率相比于诸如

体型和鹿角大小是一个更好的预测战斗能力的因子，这是因为吼叫的能力在年龄超过 11 岁便随之下降(战斗能力也是如此)，并且一个雄性个体在长时间持有一个妻妾群之后已是精疲力竭，吼叫的能力也随之下降。

在大多数争斗中，都是以一个平行的行走作为开端，在这个过程中，两只雄鹿在相距若干米的距离内来回走动。这样的行走最可能出现在两个势均力敌的对手之间。较长时间的行走与较短时间的行走相比，其后出现搏斗的现象可能性较小，但是如果在平行的行走之后发生了搏斗的情况，那么长时间的行走倾向于引致长时间的搏斗。这个现象表明，如果的确存在战斗能力上的实质性差异，这个差异将在一段较长时间的平行行走过程中被甄别出来，但如果一段较长时间的平行行走不能够揭示这样的差异，那么随之发生的争斗将会持续较长的时间，因为竞争者是势均力敌的。

在蟾蜍(Bufo bufo)的研究中，Davies 和 Halliday (1978)发现在雄性蟾蜍之间的争斗中，蛙叫的音调高低被用于评估核定的过程之中。这个种群中的雌性个体会在春季的一到两个星期内来到池塘产卵。雄性个体会紧紧抱住雌性的背部(即抱合)，并且在若干天内雄性个体将一直呆在雌性个体的背上，直到雌性个体最终产下卵子，它在对这些卵子进行体外受精。往往雌性个体在到达池塘之前就有雄性个体爬上其背部。雄性蟾蜍存在相当过度的供给，这一方面是因为雄性个体在整个产卵期内都在池塘边，而一个雌性个体只会花费两三天的时间；另一方面是因为在繁殖年龄段无论如何雄性总是过剩的。于是，为了争夺对雌性的占有权，雄性蟾蜍之间就存在大量的争斗。

在实验室中，在 23 个场合中有 10 个场合体型较大的雄性个体能够成功地取代体型较小的雄性个体，而体型较小的入侵者没有一次能够成功取代体型较大者(18 个场合下都没有发生)。这样较大的体型是一个优势，但是在抱对中体型较小的雄性有时能够成功地抵抗一个体型较大的入侵者。野外的实际观察也支持这个观点，并且显示持久战往往发生在一个较大的入侵者和一个较小的雄性蟾蜍之间。当受到攻击的时候，那个已经抱对的雄蛙总是发出呱呱的叫声。叫声的音调与体型大小紧密

相关。在图 22 中所表示的实验就表明进攻的雄性个体把叫声的音调用于评估过程中。在这些实验中，一个中等个头的雄性被放置于一个存在抱对的蟾蜍的池塘之中，抱对的那只雄性蟾蜍的体型或大或小，并且用一个橡皮带缚住其口使之不能鸣叫。每当那个没有抱对的雄性个体接触到抱对的蟾蜍时，鸣叫的声音就从池塘边的一个扩音器中发出。这些鸣叫的声音是从体型较大或体型较小的雄性个体中录制下来的。实验的数据表明，如果播放的鸣叫声是体型较小的雄性的，而不是体型较大者的，那个没有抱对的雄性更倾向于进攻，并且如果实际的所有者体型较小，它们也更倾向于进攻，所以鸣叫声并不是体型大小的唯一线索。

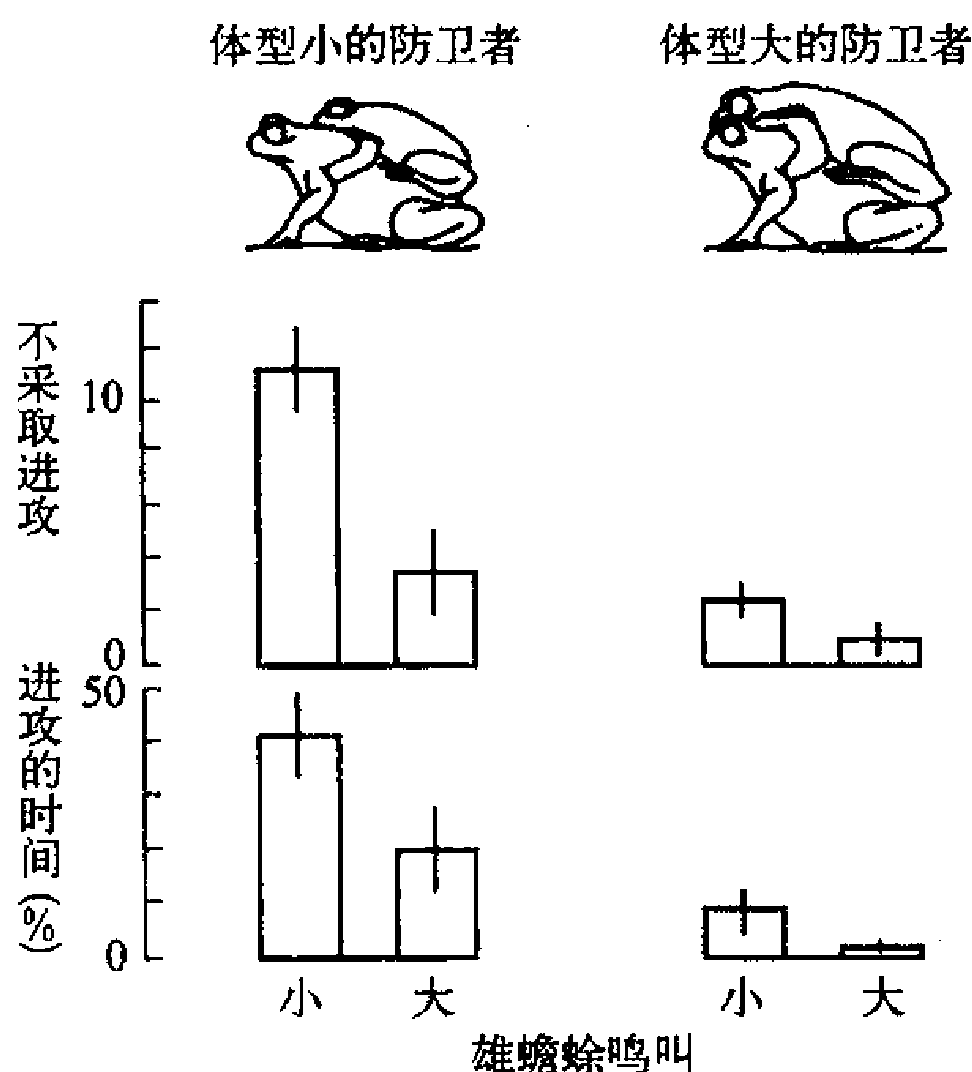


图 22 对于蟾蜍在进攻中发出低沉的鸣叫声的效果的实验。对每一个进攻者进行二次实验。在一个实验中让进攻者听到体型较小的雄蟾蜍的鸣叫声的录音，而另一个实验中则是一个体型较大的雄蟾蜍的鸣叫的录音。实际抱对的蟾蜍的嘴巴被用橡皮带绑了起来而无法发出声音。实验结果是 12 只雄蟾蜍进攻了体型较小的防卫者，另外 12 只进攻了体型较大的防卫者。（根据 Davies 和 Halliday1978 年的资料整理）

这些实验表明，在体型大小的评估过程中，鸣叫的音调高低发挥了作用。遗留下来的一个难题是，既然鸣叫声已经给出了信息，体型较小的抱对的雄性个体选择隐藏可能更为有利，那为什么它总是鸣叫呢？这可能

是因为鸣叫声作为向雌性个体发出的信号因而是必需的，或者是因为选择沉默可能是作为邀请对手进攻的信号因而有可能引致入侵者的侵犯，但这些理由都是主观臆断。在马鹿的例子中，Clutton-Brock 和 Albon (1979)观察到一个有趣的现象，那就是控制妻妾群的较年幼的雄鹿(5 到 6 岁)比那些体型较大的雄鹿更少吼叫。

总结一下，对资源控制能力(RHP)的评估的确在动物的竞争过程中发生。在上述讨论过的例子中，发出的信号与战斗的能力相关联，并且的确能够影响到接收到信号的那个动物的行为。绵羊羊角的大小，狒狒犬齿的状态，马鹿吼叫的频率以及蟾蜍鸣叫的声调都是显示 RHP 的指标，并且这些指标伪造的成本极高或者根本就不可能。

在马鹿和蟾蜍的两个例子中，竞争的非对称性不但存在于 RHP 中，而且存在于所有权中。所以，一个值得一问的问题是，在这些情形中，为什么不是由所有权这个因素来解决竞争的。

从鹰—鸽—所有者博弈的回报矩阵中(表 12，第 98 页)，我们可以得出结论，如果 $V<C$，那么策略 B 是唯一的一个 ESS。与之相反，如果为了获得资源(V)而甘愿冒受伤的风险(−C)，那么策略 H 将是唯一的 ESS。在马鹿的例子中，受伤的风险相对较小(每年 6%)并且在蟾蜍的例子中，受伤的风险并不存在。在上述两个例子里，一个不向所有者发起挑战的雄性个体有可能永远没有交配的机会。因此，对于这些动物来说似乎 $V>C$，于是所有者策略就不是一个可行的 ESS。

现在回到这样一个特殊的情形中来，在这个情形中，所有者策略或者评估者策略是可行的 ESS。如果竞争中所争夺的资源是一块地盘、一个洞穴、一个藏身之处或是一张蛛网，那么上述的情形就符合这样的竞争，因为在这样的情形中，除了通过争斗，获取一种资源的备选方案便是为自身寻找或者建造某种资源。

Hammerstein (1981)分析了具有多于一个非对称因素的博弈类型。如果有两个非对称因素存在，就似乎可以这样来看，联系着较大的回报差异的非对称因素可以被用于常规的竞争解决机制之中。但是，事实并不如此。Hammerstein 发现即使存在一个能够影响博弈回报的因素，另一

个不影响博弈回报的因素也可能结束这场竞争。而在其他的例子中，存在某一个因素，其对博弈回报有着强烈的影响以至于在决定竞争的结果中必须加以利用。

在野外试验中，最广泛研究的便是招潮蟹(Uca pugilator)争夺洞穴的例子(Hyatt 和 Salmon, 1978)。在观察到的 403 次竞争中，洞穴的所有者赢得了其中 349 次，而入侵者只成功了 54 次。但是，在入侵者胜利的情形中，其中的 50 次是入侵者体型较大，而只有一次体型较小。显然，体型大小和所有权两者对竞争的结果都有相关性。具有典型意义的是，所有权归属可以被看作一个主要决定因素，但是体型的差异足够大的时候，体型大小可以比所有权归属更为重要。这很难做进一步的分析，因为我们几乎不可能知道所涉及到的支付的具体情况。如果雄性个体具有强有力的爪子，就能够制对方于死地。但是，Hyatt 和 Salmon 观察认为争斗并没有导致伤害的发生，所以争斗最主要的代价在于时间和精力。相反，Jones (1980)报告称在一个相关的物种(U. burgersi)中，25%的雄性个体在与其同类战斗中，主要的蟹螯都遭受损毁，并且很难衡量发生战争处的洞穴的价值(洞穴是交配的处所)。然而，最基本的结论是，体型的差异和所有权的归属会影响结果，这个结论很可能被证实具有典型的意义。

Riechert (1978, 1979, 1981)对漏斗网蜘蛛(Agelenopsis aperta)的研究最好地解释了体型和所有权的非对称性以及回报的变动对竞争性行为产生影响的种种方式。雌性个体展开对蛛网和地盘的争斗，在任何一个时间点上，总有一部分雌性个体缺少蛛网。对一块荒芜的草地进行研究，上述比例在 5%到 35%的范围内波动，这取决于前一个季度是否有利于繁殖后代。竞争的出现导致每一天大约有 10%的蛛网会变更其所有者。蛛网的所有者平均每天能够增加 3.3 毫克的体重，而非所有者将每天减少 8.6 毫克的体重，这主要是由于缺水造成的。在七月，一个季度的末尾，大多数成年个体都在雨水中淹死了，但是卵囊是防水的，因而卵得以生存下来。体型较大的雌性蜘蛛能产下更多的卵，在酷暑或严寒的季节中，在竞争中欠成功的雌性个体可能不会产卵。

Riechert 研究了通过释放雌性蜘蛛使其接近蛛网所有者所诱发的竞争,33 次自然发生的竞争很像这些诱发的竞争。一场竞争可能会经过四个阶段,在这期间竞争的代价和风险会不断增大,这四个阶段如下所示:

(1)"定位":有方向地移动,并且接触到蛛网,这很可能提供了有关相对体型大小的信息;

(2)"发信号":长时间的轮流震颤和可视的炫耀行为。Riechert (1978)研究发现,在这个阶段中,最终的胜利者相比最终的失败者其行为较少墨守成规;

(3)"威胁":奔向对手或者向对手突然扑去;

(4)"接触":在最极端的情形下,会导致两个竞争者相互纠缠在一起,在蛛网中打滚争斗。死亡可能发生,但是非常罕见(大约占所有竞争的 1%),受伤则非罕有之事。

在荒芜的草地上,竞争持续时间的中位数值为 26 分钟,并且有一些竞争比中位持续时间长很多倍。但是,在一场竞争的过程中,大约有 98%的时间竞争者双方都静止不动。一个蛛网的价值取决于当地的温度以及猎物的出现密度。正如表格 20 所示,蛛网的价值越大,对其竞争的持续时间就越长。

表 20 漏斗网蜘蛛的网的价值和竞争的成本

环境质量	网的价值(用卵的重量进行预测)	竞争成本的平均值(用付出的 10^6 焦耳的能量为单位衡量)
差	70.4	6
一般	417	43
好	653	140

存在证据表明,只有蛛网的所有者才知道该蛛网的价值。这样,如果将所有者取走并让两个入侵者对该蛛网进行争夺,那么蛛网价值和竞争成本之间的相关关系就会消失。对这种情形的数学建模将在下文中给

出。最后，在荒芜草地种群中的竞争持续时间平均比在河边种群中的竞争时间长两倍。这一点与下列事实有关，那就是在草地上能建立蛛网的地点相对较少，并且那些地点也都被占据，而在河边的环境中，存在较多较好的位置并且未被占据。当前正在进行的实验表明这些差异是遗传的（与 S. E. Riechert 的私人交流）。

Riechert 把这些竞争分为三大类型：

（1）当所有者的体型相比入侵者足够大时，将发生持续时间最短的竞争。事实上，在 91%的竞争中，取得胜利的是体型较大的蜘蛛。如果两个竞争者的体重的差距超过 30%，那么下列情况就会很常见，体型较大的蜘蛛会跳过那个拖延时间的发信号的阶段而直接从“定位”转到“威胁”，而对于较小的那个蜘蛛，特别当它还是入侵者的时候，它会立刻撤退。当两个竞争者的体型大小差不多时，如果在入侵者的腹部粘上铅块使其体重翻倍，那么在这种竞争中入侵者往往能够取得胜利，这表明对蛛网的接触和震颤的确传递了有关相对体重大小的信息。

（2）当只存在一个较小的体型差异时（$<10\%$），竞争就会持续更长的时间并且包含一个拖延时间的发信号的阶段。如果体型的差异小于10%，那么所有者获胜的可能性是 90%。

（3）当所争夺的蛛网具有很高的价值，并且所有者相比入侵者略微偏小时，将发生持续时间最长的竞争，并且很可能会包含威胁和接触的阶段。

这些竞争的很多特征与前文讨论过的一个简单模型的预测是相吻合的。正如所料想的那样，所有者和体型大小这两个评估暗示在消耗战中都有应用，竞争招致的成本随着蛛网价值的提高而增加。然而，仍有很多细节有待进一步解释。比如，最后的获胜者的行为较少墨守成规这一点就令人困惑。

一个特殊的问题值得在理论上进一步进行研究，那就是为什么当蛛网具有特别高的价值并且所有者个子略微偏小时持续时间最长的竞争就会发生呢？我们可以从下列简单的模型中得到一点启示：

（1）假设在所有的蛛网中，具有价值 V 的蛛网的比例为 p，具有价值

v 的蛛网占剩下的 $1-p$,其中 $V \geqslant v$;

(2) 只有两种可以选择的策略：鹰策略 H 和鸽策略 D;

(3) 所有者和入侵者在体型上具有差异,于是在一个升级的争斗中,所有者获得胜利的概率是 x;

(4) 在一个升级的争斗中,胜利者将获得价值 V 或者 v,而失败者将付出代价 $-C$;

(5) 竞争双方都知道 x 的数值,但是蛛网的价值只有所有者才知道;

(6) 对两个鸽策略者而言,获得蛛网的机会是相同的。

这个模型不能代表漏斗网蜘蛛竞争的情形主要是由于假设(2)。在实际中,蜘蛛能够掌握一个分级更细的策略集合。在假设(5)中,我使用"知道"这个词语的意思是相关的参数(比如,x)能够影响动物的行为。由于只有在一个评估阶段之后,才有可能获知 x 的数值。这样,假设所陈述的只存在两个可选的策略,鹰策略和鸽策略,可以认为是在一个初始的评估阶段之后对动物行为的描述,这两个策略会被所有竞争者所采用。

对于一个蛛网的所有者,我考虑了三种可能的策略:

(1) 鹰策略 H,总是采取升级的战斗;

(2) 鸽策略 D,从不采取升级的战斗;

(3) CH,"条件鹰策略",即当蛛网的价值为 V 时,则采取 H 策略;当其价值为 v 时,则采取 D 策略。

对于入侵者我们只需考虑鹰策略 H 和鸽策略 D,因为入侵者的策略不可能取决于其不知道的蛛网的价值。同时需要注意到这些策略都基于对知识 x 的了解。这样,我们所寻求的是一种行为规则,即在知道 x 的条件下,所有者会从 H、D 和 CH 中选择哪一个策略,以及在知道 x 的条件下,入侵者会从 H 和 D 中选择哪一个策略。

博弈的回报矩阵在表 21 中给出,表中:

$$pV + (1-p)v = E \tag{9.1}$$

其中,E 表示蛛网对入侵者的期望价值。

表 21　漏斗网蜘蛛竞争模型的支付矩阵

所有者 \ 入侵者	H	D
H	$E(1-x)-Cx$ $Ex-C(1-x)$	0 E
CH	$p[V(1-x)-Cx]+(1-p)v$ $p[Vx-C(1-x)]$	$(1-p)v/2$ $(E+pV)/2$
D	E 0	$E/2$ $E/2$

根据回报矩阵，在给定入侵者选择的具体策略的情况下，我们可以写出某个具体策略成为所有者的最优策略的条件，反之亦然。比如，如果入侵者选择 H 策略，那么对于所有者来说，最优的策略满足：

$$\left.\begin{array}{l}\text{如果 } Ex-C(1-x)>p[Vx-C(1-x)]\text{，即 } x>\dfrac{C}{v+C}\text{，} \\ \quad\text{则选择 H 策略；} \\ \text{如果 } x<\dfrac{C}{v+C}\text{，并且 } Vx-C(1-x)>0\text{，即 } x>\dfrac{C}{V+C}\text{，} \\ \quad\text{则选择 CH 策略；} \\ \text{如果 } x<\dfrac{C}{V+C}\text{，则选择 D 策略。}\end{array}\right\} \tag{9.2}$$

如果入侵者选择 D 策略，那么所有者选择 H 策略总是有利可图的。关于入侵者的最优选择条件的类似的不等式也可以在给定所有者策略的条件下得到。对于所有者选择 X 而入侵者选择 Y 这对策略都是向对手作出的最优反应，那么策略偶(X, Y)是一个 ESS。通过一个具体数字的例子最能说明这一点。考虑下面的一个例子：

$$V=2C;\ v=\frac{1}{2}C;\ p=\frac{1}{4} \tag{9.3}$$

根据(9.2)式的不等式，可以给出所有者和入侵者的最优选择条件，

如图 23 所示。结果表明有两个可行的 ESS 存在，类型 A 和类型 B。这两者共有的特征如下所示：

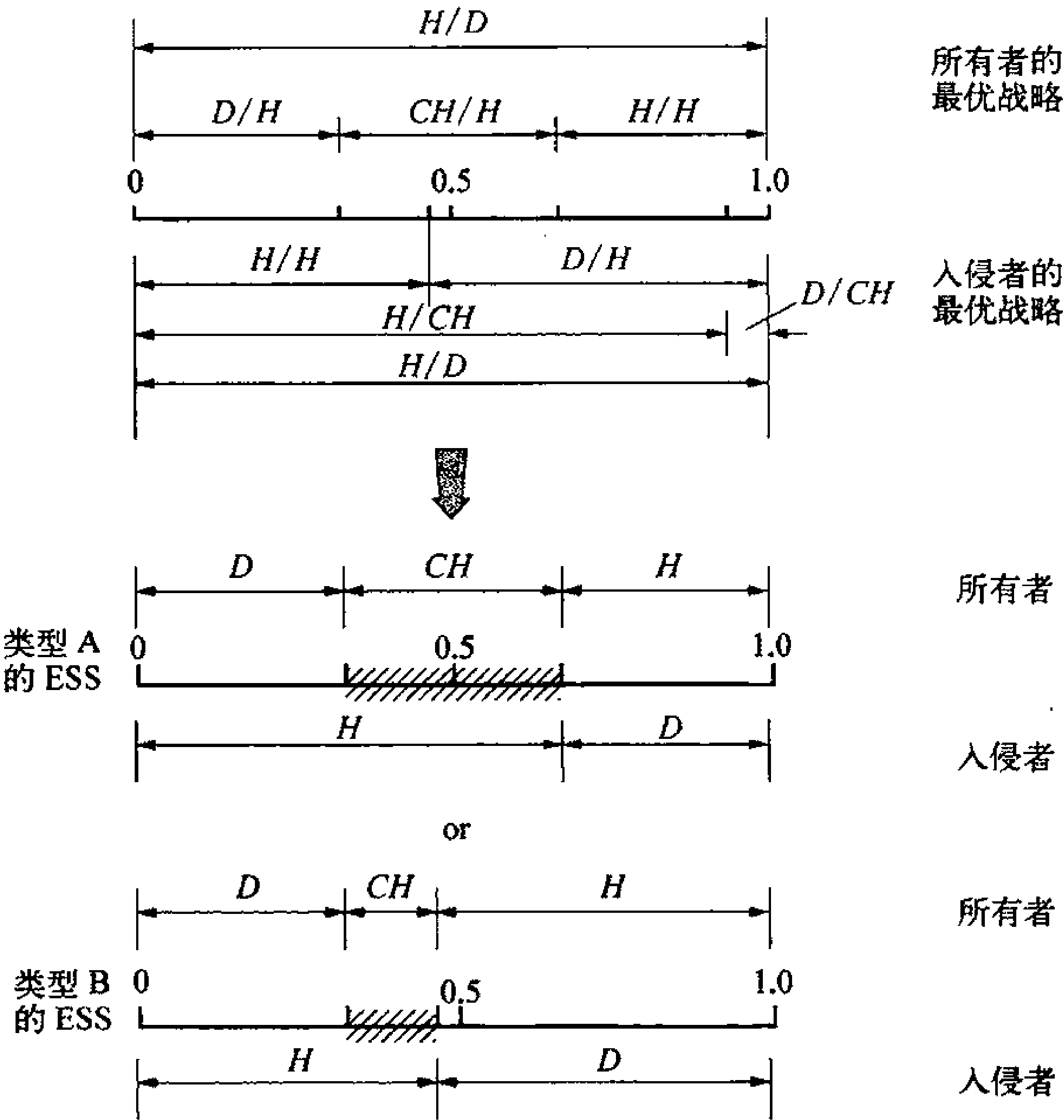


图 23 蜘蛛竞争模型。粗线表示所有者在升级后的竞争中取胜的概率 x 轴。最上面的图表示竞争者对对手的选择作出最佳回应的 x 的值。例如，x 轴上方的 H/D 表示，如果入侵者选择 D，则 H 是所有者的最佳回应。位于下方的二幅图表示从上图中推出的二种可能的 ESS 策略。阴影部分表示竞争升级区域，这一范围由 $V=2C,\ v=\frac{1}{2}C,\ p=\frac{1}{4}$ 给出。

(1) 如果体型的差异不是很大$\left(x\simeq\frac{1}{2}\right)$，所有者的选择将取决于蛛网的价值；

(2) 如果体型的差异很大，体型较大者将获得胜利而不需要通过升级的战斗；

(3) 存在一个“战斗升级的区域”，满足 $x\simeq0.5$，在这个区域中，当蛛

网价值很高(价值为 V)时,升级的战斗就会发生,并且当蛛网的价值不高(价值为 v)时,入侵者不需要通过升级的战斗就可以获得胜利。

在所有这些方面,模型反映了现实的状况,并满足一个附带条件,那就是在模型中升级的战斗对应于现实世界中一个拖延的竞争,其中包含许多收发信号的过程和一个较高的受伤风险。Riechert 还在观察中发现,当所有者的个头比入侵者略小时,拖延的竞争发生的频率最高。这也是 B 类型 ESS 的一个特征,并且当参数改变的时候,仍然保持正确。但是这并不是 A 类型的一个特征。战斗升级的区域是严格对称的,在 $x=\frac{1}{2}$ 的任何一边都为特定的所选参数值所独有(那就是说 $V/C=C/v$)。随着参数值的变化,A 类型 ESS 会出现一个战斗升级的区域,这个区域或处于 $x=\frac{1}{2}$ 上方或者处于 $x=\frac{1}{2}$ 下方。我不能够给出为什么 A 或 B 类型的 ESS 将演化得到的理由。因此这个模型会导致 Riechert 观察到的偏差,但是不能够预先得知这一点。

我们对漏斗网蜘蛛竞争的全面分析仍有一定距离。Riechert 在测度成本和收益方面取得进展。遗留的主要困难在于蜘蛛不止是能够采取两个离散的策略:鹰策略和鸽策略,而是存在一个连续的能够选择的行动范围。把这一点纳入考虑并建立模型并非易事。我相信,一个具有完全连续的可行策略范围的博弈模型(例如,在消耗战中的情况)不会给出正确的定性预测。或许,一个合适的模型需要允许许多离散的升级战斗的层次存在。

另一个复杂的非对称竞争的例子将在下文讨论。在第 33 页我们已经解释了在交配之后,雄性粪蝇为何仍然呆在雌性个体的背上,并且两个雄性之间,或说是所有者和攻击者之间的争斗是如何发生的。Sigurjonsdottir 和 Parker (1981)在野外观察了 200 次这样的竞争,并且记录了每一场竞争持续的时间、竞争的结果、两个雄性个体和雌性个体的个头大小以及雌性个体剩余的产卵的数量,这最后一个指标是雌性的“价值”的一个测度。

除了5个场合之外，在其余所有的场合下，攻击者的个头都比所有者大。由于大多数的接近行为都以主动接近的雄性个体撤退而告终，这不需要通过一场争斗但是撤退发生在所有者的一番虚张声势之后，这看起来似乎体型大小的差异可被感知察觉，并且在攻击者个头较小的竞争中，结果通常是有利于所有者的。尽管个头较大的攻击者也能够挑起争斗，但是所有者仍然能够赢取几乎75%的竞争。这样所有者便拥有一个区位优势，这一困难之处在漏斗网蜘蛛竞争中并没有出现。

在对数据的分析中，一个非常困难之处在于，对任何一个特定的竞争，我们只能够测量竞争失败者在竞争中准备持续的时间，而对竞争胜利者，我们只知道它准备持续更长的时间。然而，下列结论仍然可以得到：

(1) 一个雄性个体持续竞争的时间并不是受到其自身体型绝对大小的影响，而是受到相对对手而言的相对体型大小的影响。随着所有者相对体型大小的增加，攻击者持续竞争时间就会减少并且很可能的是，所有者准备持续的时间会增加；

(2) 雌性个体的个头越大，被接管的可能性也就越大。这可能是因为如果雌性个头越大，进攻者会更倾向于坚持斗争。由于体型较大的雌性会产更多的卵，体型大小对于攻击者来说是一个预测该雌性价值的较好因子；

(3) 所有者坚持斗争的时间与其守护该雌性个体的时间呈负相关，并且与剩余的产卵数量呈正相关。而攻击者的持续时间与这些变量都不相关。除了雌性个体的体型大小之外，一个攻击者没有办法估计该雌性个体的价值。

这个例子在很多方面都与漏斗网蜘蛛竞争的例子相似，策略集合是连续的而不是离散的。存在体型大小和所有权这两个非对称因素。所有者掌握有关资源价值的信息，而入侵者却不能获得。我猜测这些特征在动物之间争夺不可分割的资源的成对竞争中具有典型的意义。

第十章　非对称博弈Ⅲ——性别博弈和代际博弈

一、一些理论上的考虑

在同一种群中，不同年龄或性别的成员之间也会发生冲突，这一发现我们主要应该归功于 Trivers (1972, 1974)。在这里，"冲突"一词的含义可以用关于停止抚育时间点(weaning time)的亲裔竞争(parent-offspring conflict)的例子最好地进行解释(Trivers, 1974)。假设如果停止抚育的年龄取决于只在母代中表达的基因，那么这个年龄为 X_M，而如果该年龄取决于只在子代中表达的基因，那么这个年龄为 X_C，如果 $X_M \neq X_C$，那么我们就说有冲突发生。相似的冲突也可能发生在雄性个体和雌性个体之间。比如，关于是否进行交配的冲突，或是关于亲代抚育(parental care)任务在双亲间分担的冲突。使用相似的思想，我们也可以说表达在合子和配子的基因之间也存在冲突，以及在染色体和细胞质的基因之间也存在冲突(Cosmides 和 Tooby, 1981; Eberhard, 1980b)。

在这一章中，将讨论的是博弈的理论模型是如何应用于这样的问题的。在分析雌雄个体之间的冲突和亲子代之间的冲突中，所讨论的方法对前一类型的分析更为实用。后一类型的冲突需要一个清楚明晰的基因模型，这是因为，由定义我们知道子代是和它们的

亲代相关联的,并且在有性亲缘个体之间竞争的博弈模型并不容易建立。基于同样的理由,对于分析在亲缘个体之间有关交配的冲突(Parker, 1977; Parker, 1979)或者蜂王和工蜂之间有关性别比的冲突(Trivers 和 Hare, 1976)都需要遗传模型的支持。但是在随机交配的种群中,有关交配以及双亲抚育的冲突不会产生上述困难,并且通常可以使用博弈论来予以解决。

从逻辑上讲,下列两个博弈是没有差异的:第一个博弈是非对称的,其中处于角色 1 和角色 2 的局中人都具有相同的策略供其选择,比如 A 策略和 B 策略,但是根据不同的角色,它们将取得不同的回报;而第二个博弈中,处于角色 1 的局中人具有策略 A 和策略 B,并且处于角色 2 的局中人具有策略 R 和策略 S。关键的逻辑上的差异,一方面存在于具有一个不相关非对称因素的博弈之间,另一方面存在于具有不同回报或是不同可选策略的博弈之间。这样,在本章和上一章中所讨论的博弈模型的差异主要是基于生物学的,而不是基于数学的。

具有一个非对称因素的博弈可能出现的结局如图 24 所示。注意到

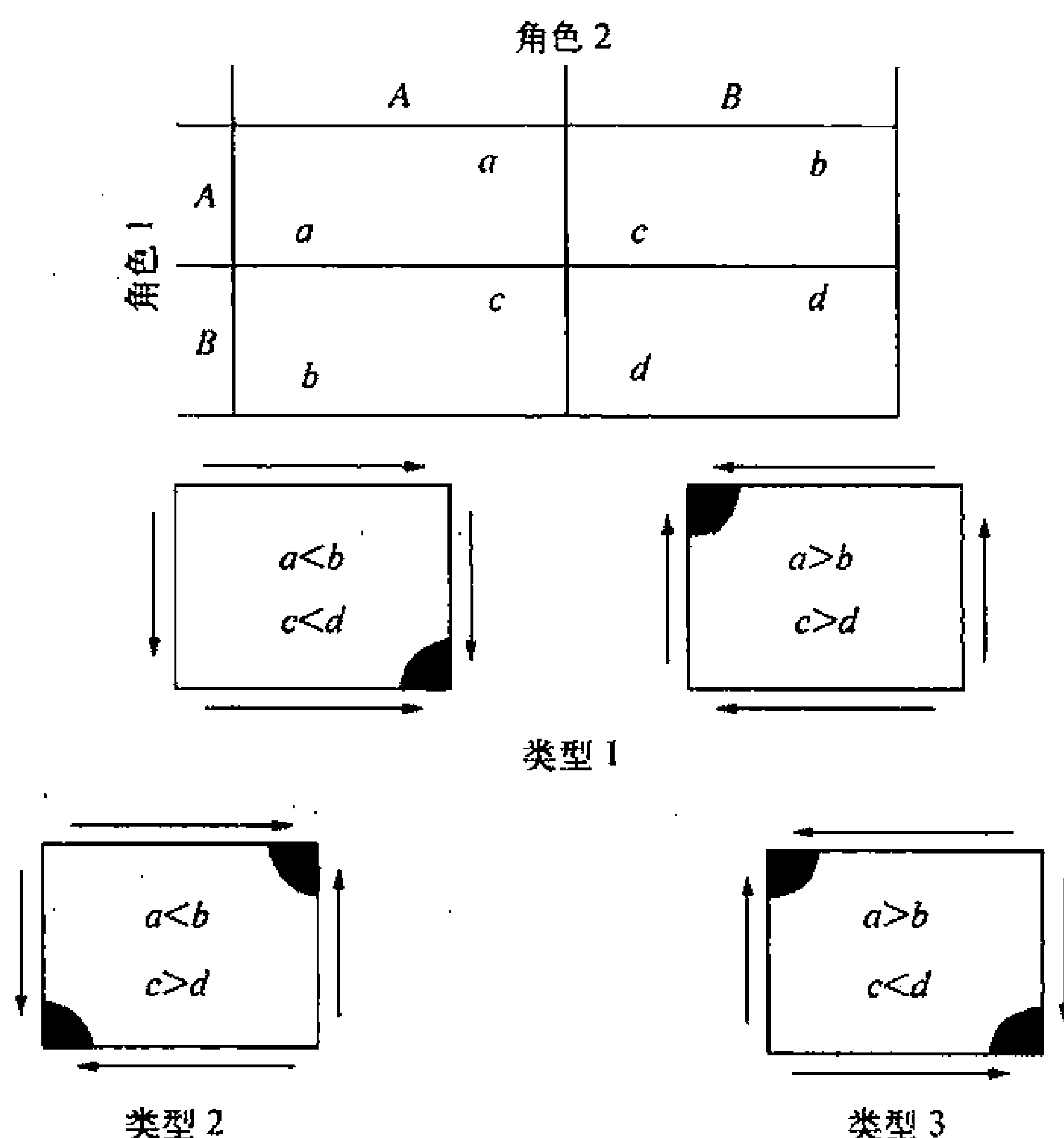


图 24 不相关非对称博弈的 ESS 的类型。阴影区域表示稳定点的集合。

如果非对称策略“处于角色 1，则选择 A 策略；处于角色 2，则选择 B 策略”是一个 ESS，那么其相对的策略“处于角色 1，则选择 B 策略；处于角色 2，则选择 A 策略”也是一个 ESS。

现在考虑在博弈的两个角色中仅仅是回报不相同，或者可选策略也不相同的博弈。还将考察两个新的博弈类型，此时具有新的性质的解也将成为可能(图 25)。

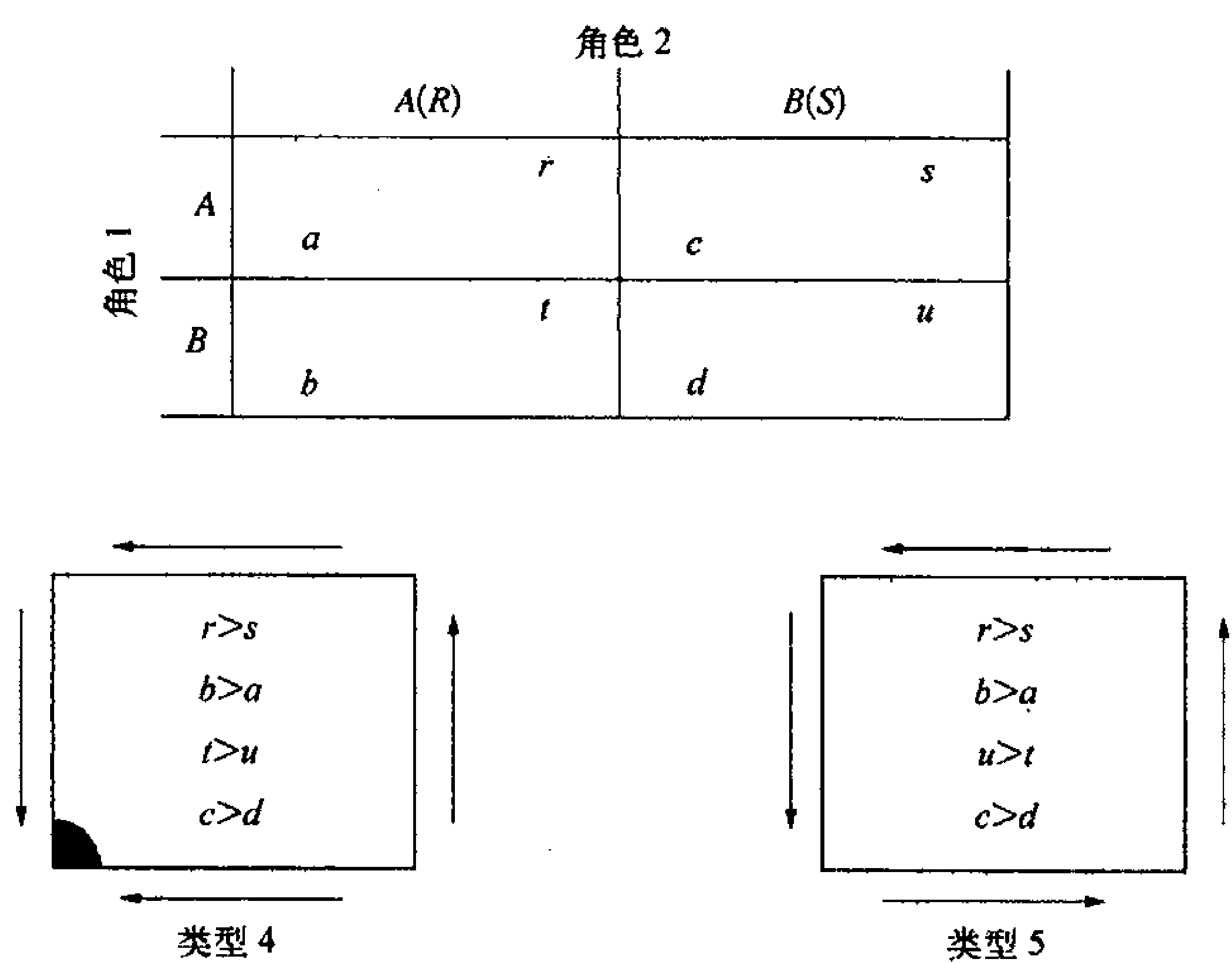


图 25 二个角色的支付不同时的 ESS 的补充类型

在上一章讨论过的博弈中，在两个角色中具有相同的可选策略但具有不同的回报，这种博弈很可能导致图 25 中的类型 4 情形的发生。这样，我们就发现在某些情形下，一个常识的 ESS 和一个荒谬的 ESS 都是存在的(图 24 类型 2)，但是在其他的情形中，只有常识的策略才是稳定的(图 25 类型 4)。即使当两个 ESS 都存在，也经常可以清晰地看到其中某个策略比另一个策略更有可能出现，也就是说，一个是“常识”的而另一个是“荒谬”的。与之相反，当两个角色所能够采取的策略不相同时，经常很难决定两个 ESS 中哪一个更可能出现。这一点将在下文的双亲抚育

的例子中阐释清楚。

当两个角色可以选择的策略不相同时，周期性循环解(图 25 类型 5)也很有可能出现。但是，假设博弈的回报满足几个恰当的不等式，那么又将发生什么呢？这个问题将在附录十中。在实践中，存在两个相似的结局：

(1) 每一个局中人都采取一个混合策略。通过一个恰当微分方程的处理可以预测得到这个结果；

(2) 一个无限的循环，并且这个种群会把绝大多数时间花费在其中某个“角落”(两个局中人都采取一个纯策略)，并且当一个恰当的突变异种出现时，种群会从一个角落很快演化到相邻的另一个角落(某个角色演化得到了一个变化的策略)。

如果系统存在时间滞后，那么第二个结局正是期待得到的结果。举例来说，因为世代是相互分离的，在寄生虫及其寄主遗传变异的模型中相类似的无限循环就会发生，寄主会演化得到抵抗通常类型的寄生虫的功能，而寄生虫则演化得到能抵抗通常类型的寄主的毒性物质(Haldane, 1949; Clarke, 1976)。

这样的循环状态很可能是寄主与寄生虫互动博弈中的一个自然的共同特征。在实际中很难确认性别博弈和世代博弈是否会产生更大振幅的循环。

二、双 亲 抚 育

一个简单的双亲抚育的博弈论模型(根据 Maynard Smith 1977 年的模型修改得到)将下列因素考虑在内：

(1) 由单亲或双亲进行亲代抚育的价值；

(2) 一个雄性个体再次交配的几率取决于它在第一次交配之后是否保卫其后代；

(3) 亲代抚育对雌性能够产卵数量的影响。

这样假设对于雄性个体和雌性个体都有两个选择，或是采取“保卫”

策略 G；或是采取“遗弃”策略 D(Maynard Smith，1977；Grafen 和 Sibly，1978。他们也考虑了亲代抚育持续时间长度可变的模型)。

令 P_0，P_1，P_2 分别表示一个卵由 0 个、1 个和 2 个亲代个体进行抚育的存活概率。满足 $P_0 \leqslant P_1 \leqslant P_2$。

令 p，p' 分别表示一个雄性个体在遗弃和保卫两种情形下与第二个雌性个体交配的概率(在先前的处理中，我将假设 $p'=0$，但现实的情况不总是那样)。

令 V，v 分别表示一个雌性个体在遗弃和保卫两种情况下产卵的数量，满足 $V \geqslant v$。

假设一个雄性个体是否能成为与其交配的雌性个体所产子代的父亲与该雄性个体选择保卫还是遗弃是相互独立的。我将在后文中回到这个假设上来。

表 22 双亲抚育博弈

		雌性	
		G	D
雄性	G	$vP_2(1+p')$ ╲ vP_2	$VP_1(1+p')$ ╲ VP_1
	D	$vP_1(1+p)$ ╲ vP_1	$VP_0(1+p)$ ╲ VP_0

根据这些假设，适应度的期望值如表 22 所示。存在四种可能的 ESS，分别如下所示：

ESS1. 雌雄两个体都选择策略 G。

满足 $vP_2 > VP_1$，否则雌性个体会选择遗弃，

并且 $P_2(1+p') > P_1(1+p)$，否则雄性个体会选择遗弃。

ESS2. 雄性个体选择策略 G，而雌性个体选择策略 D。

满足 $VP_1 > vP_2$，否则雌性个体会选择保卫，

并且 $P_1(1+p') > P_0(1+p)$，否则雄性个体会选择遗弃。

ESS3. 雄性个体选择策略 D，而雌性个体选择策略 G。

满足 $vP_1>VP_0$，否则雌性个体会选择遗弃。

并且 $P_1(1+p)>P_2(1+p')$，否则雄性个体会选择保卫。

ESS4. 雌雄个体都选择策略 D。

满足 $VP_0>vP_1$，否则雌性个体会选择遗弃。

并且 $P_0(1+p)>P_1(1+p')$，否则雄性个体会选择保卫。

如果 $P_2\gg P_1$(即由双亲照顾要比单亲照顾好得多)，并且 p 并不比 p' 大多少(即遗弃策略并不会在再次交配中显示出很大的好处)，那么双亲都会选择保卫策略。

如果 P_0 不比 P_1 小多少，那么很有可能的是双亲都会选择遗弃。

如果 $P_2\simeq P_1\gg P_0$，那么单亲保卫的情况最有可能。并且如果 $p>p'$(即遗弃有利于再次交配)，雄性个体会倾向于选择遗弃策略。如果 $V>v$(选择保卫会把可用于产卵的资源消耗殆尽)，那么雌性个体会倾向于选择遗弃策略。但是，我们很容易能够找到使得 ESS2 和 ESS3 同时存在的参数值，此时虽只有双亲之一参与保卫，但总有一个，或是母亲，或是父亲。正如上文所提到的，具有两个可选择的非对称的 ESS 的情形(类型 2，图 24)很有可能在这种类型的博弈中出现。种群最终会达到哪一个 ESS 取决于初始条件，并且在具体的情形中，可能很难从现在的演化得到的行为中重建出生物以前的行为。

Ridley (1978)仔细考察了只有雄性抚育后代的情形。最强的相关性在于体外受精，在由雄性抚育的 55 科动物中，其中 35 科是体外受精的，另有 20 科可以选择体外受精也可以选择在受精之后产卵。这与在雌性抚育后代的动物中体内受精占大部分的情况产生鲜明对比。学者对此提出了两个可能的原因。Dawkins 和 Carlisle (1976)认为，如果某一亲代适合于抚育后代，那么采取遗弃行为的亲代便是率先能够自由选择的那一个。因此，在体内受精的情况下，雄性个体将选择遗弃，而在体外受精以及同步配子生殖中，双亲中任何一个都有可能选择遗弃。这一点很好地说明了体外受精和雄性抚育之间联系的实质。如果当产卵之时雄性不在那里，那么它就不能够抚育后代。

第二个原因是，在体外受精的情况下，雄性个体对父子关系具有更强

的信心(Trivers, 1972)。这个论据显然很具说服力,一个雄性个体不大可能去保护不是它自己的后代。那么为什么在上文的模型中忽略了对父子关系的信心这个因素呢?事实上,并没有忽略。当我们比较不同的物种时,对父子关系的信心总是和再次交配的机会负相关。这样在性别比为 1∶1 的情况下,如果雌性个体平均交配十次,每一个雄性个体可以预期具有十次交配机会,并且将成为每一个与之交配的雌性所产后代中十分之一的个体的父亲。这个模型预测了在具有较高进一步交配机会的物种中,雄性个体会倾向于选择遗弃。同样地,在对父子关系信心较低的物种中,雄性个体也会倾向于选择遗弃。

但是,关于受精方式和父子关系的信心还有更多的话要说。在一个物种内,如果雄性个体的行为提高了它成为与之交配的雌性所产子代的父亲的概率,那么自然选择将会有利于这样的行为。如果雄性的确保卫其后代,自然选择将有利于那些保卫后代的雄性,并且这些后代都是在雄性具有最高父子关系信心的交配中所产生的。在体内受精的情况下,前面的目标可以通过交配后的保卫来实现(Parker, 1974c)。如果在交配之后,雄性个体一直保卫着雌性直到产卵结束为止,那么这个雄性个体几乎就是和体外受精的雄性处于同一个位置。因此,在体内受精的物种中,亲代抚育经常和交配后的保卫行为联系在一起。另一个可能的情况是亲代抚育可能从双亲抚育演化成为一夫一妻的物种。

在理论模型和可比较的实际数据之间的另外两个联系值得一提。第一,经常的情形是一个抚育其后代的雄性个体同时还守卫着一块地盘,并且有时候这个地盘是雌性个体赖以产卵的巢穴(Trivers, 1972; Ridley, 1978)。在这样的情形下,一个雄性个体在保卫其后代的同时也能够增加它进一步交配的机会($p'>p$);显然,这将有利于雄性抚育的行为;第二,如果在种群中,雌性个体由于要抚育后代而必须将大量资源投入($V \gg v$),从而导致产卵数量明显下降,那么这个种群可能对应着雄性抚育。在鸟类中这种情况并不多见,在鸟类中,产卵的数量受到能够孵化的数量的限制,或是受到可以养活的幼鸟的数量的限制(Lack, 1968)。相应地,只有雄性抚育的情况在鸟类中比较罕见。但是,发现在某些物种中(例如,

美洲鸵，Bruning，1973；mallee-fowl，Frith，1962；走鹃，S. L. Vehrencamp，私人交流），有很好的理由认为雌性产卵的能力是受到资源限制的。

前文的讨论致力于解决雄性—雌性在亲代抚育上的冲突。Parker (1979)讨论了可能导致冲突的其他情形。虽然他的讨论只局限于研究昆虫，但它具有一般性的意义。因为雄性个体和雌性个体在配子的投入上存在差异，雄性相比雌性在交配上较少受到差别待遇（Bateman，1948；Maynard Smith，1956；Trivers，1972）。这样的冲突可能采取的一种具体形式是由Parker (1979)和Parker (1977a)提出的。使得雄性个体与其姐妹交配不再有利可图的近亲交配压抑程度比使得雌性个体与其兄弟交配不在有利可图的程度相比更为极端，于是存在一个近亲交配压抑程度范围，使得自然选择将有利于某个性别的个体乱伦（incestuous）的交配，这对亲属关系较远的异型杂交也成立的。

雄性个体为争夺雌性而发生的争斗对雌性是有破坏性的。Parker报告称在雄性粪蝇（Scatophaga stercoraria）争斗的过程中，雌性个体也可能受到伤害，甚至淹死在粪堆中。雌性蟾蜍在雄性个体的争斗过程中也可能溺水而亡。正如在狮子（Bertram，1976）和叶猴（Hrdy，1974c）的例子中，如果雄性个体的占领行为会导致杀死新生的幼崽，那么雌性个体便会反对这样的占领行为。在节肢动物中，交配前后的保护行为是很常见的（Parker，1974c）。对于雄性个体来说，取得交配的机会并且确保亲生父子关系的好处是显而易见的，但是这样的行为必然会让雌性个体承担一定的代价，特别是在雌性个体必须背负雄性个体到处奔走的时候。

三、循环动态博弈

Dawkins (1976)研究了下列假想的博弈。假设成功养育一个后代给父母双亲带来的价值都是＋15，而养育一个后代的成本是－20，这个成本可以由其中一个亲代来承担，或者由双亲平均分担。一个较长的示爱时

期给双方参与者带来的成本都是－3。雌性个体可以是“腼腆怕羞型”或者是“放荡粗野型”，而雄性个体可以是“忠实守信型”或者是“调情博爱型”。一个腼腆怕羞的雌性会要求一个较长求爱时期，而放荡粗野的雌性则不会。假设所有的雌性都会抚育自己生产的后代。如果必要的话，忠实守信的雄性个体愿意投入一段较长的求爱时间，并且也会抚育后代。但调情博爱的雄性不准备投入较长的求爱时间，并且也不会抚育后代。根据这些假设，博弈的回报矩阵如表 23 所示。

表 23 性别战(Dawkins,1976)

		雌性	
		腼腆型	放荡型
雄性	忠实型	2, 2	5, 5
	博爱型	0, 0	15, −5

这个矩阵的性能特征正是其循环的特性，那就是：

如果雌性个体是腼腆怕羞型，那么雄性个体忠实守信将是有利可图的；
如果雄性个体是忠实守信型，那么雌性个体放荡粗野将是有利可图的；
如果雌性个体是放荡粗野型，那么雄性个体调情博爱将是有利可图的；
如果雄性个体是调情博爱型，那么雌性个体腼腆害羞将是有利可图的。

这样，我们就有了一个完整的循环。这种博弈的动力学分析将在附录 10 中进行分析。循环振荡是确实存在的，但是它们是发散还是收敛取决于遗传的细节。如果发散，那么种群实际上会花费大量时间固定在一对具体的策略上。这样的一个种群将很容易受到突变异种的侵害。因此，当合适的突变出现时，种群会很快地演化到一对新的策略，并且将再次面临新的突变的出现。

Dawkins 的博弈模型是假想的。Parker (1979)通过使用明确具体的遗传模型发现类似的循环现象将在亲代—子代冲突中出现。在此我不能

够给出解释这样的循环现象出现的案例和证据。其难点在于如果这种循环出现，那将是一个很长的时期以至于很难直接观察到。但是，简单的模型却可以很直接地得到循环振荡必将出现的结论，这比密切观察的方法要明智的多。

四、性 选 择

在局中人具有不同可选策略集合的非对称博弈中，讨论最多的便是性选择问题。在 Fisher 的名著《自然选择通论》(The General Theory of Natural Selection, 1930)中，性选择和性别比的问题一起，成为首个从演化博弈论的角度进行分析的生物学现象，虽然没有使用到博弈论的术语。

Fisher 的观点如下所述。假设在某个时刻，在种群中的大多数雌性成员喜欢与具有极大(小)值的某种表性特征雄性个体交配，比如，它们喜欢和具有最长的尾巴的雄性交配。于是，如果这个种群是一夫多妻的，或者较早的交配能够显示某种优势，那么具有较长的尾巴的雄性就会更为适应。更进一步，如果尾巴的长度是可以遗传的，选择与长尾巴的雄性交配的雌性就会生产出具有较长尾巴的雄性子代，因而也就会有更多的雄性孙代。因此，在雄性种群中，就会存在对长尾巴的失控的自然选择，而在雌性个体中，则存在对长尾巴雄性的偏好，这样的偏好会一直持续下去直到不利于过长的尾巴的自然选择出现为止。

这类种群的最终状态可以看作是一个非对称的 ESS，在这个最终状态下，雄性的尾巴是那么的长以至于明显降低了它生存的机会。一个具有较短尾巴的雄性个体是无利可图的，因为它将得不到交配的机会，并且一个雌性个体选择一个短尾雄性进行交配也是无利可图的，因为如果它那样做，那么它的雄性后代就会得不到交配机会。

这样的一个过程是如何开始的呢？Fisher 认为，最初的时候，在所选择的特征和适应度之间必存在一个明显的相关性，即具有长尾巴的雄性必是具有较高适应度的。另一个可以选择的起点如下所述，假设两个先前相互隔离的种群 A 和 B 占据了同一个地区，并且出现了一些种群间的

杂交,正如 Dobzhansky (1951)认为的那样,自然选择将有利于繁衍的隔离。如果平均而言种群 A 中的雄性个体的尾巴比种群 B 中的雄性长,那么自然选择将有利于种群 A 中的喜欢与长尾雄性交配的雌性个体。Fisher 的论据认为,一旦开始,在任何种群隔离的需要过去之后这个过程可以持续很长的时间。

具有讽刺意义的是,虽然 Fisher 的论据在本质上是基于博弈的观点,但是如果想要给出一个更为正式的博弈论分析却会比较困难。相反,这个问题似乎需要使用一种正式的种群遗传方法进行处理。这样的一种处理方式在 Lande(1981)的一篇重要而艰深的论文中给出。其中基本的假设以及结论都将在这里进行讨论。在这一点完成之后,便很容易可以发现为什么基于博弈理论的分析会陷入困境。

令 z 表示对某种雄性特征的测度变量,诸如尾巴的长度,并且这种特性只有在雄性个体中才能得到表达。假设雄性繁殖存活的概率是 $\phi(z)$,并且假设存在某个最优值 z_{OPT},在其两侧上述概率值都是下降的。

我们假设每一个雌性个体都具有某种"偏好",用变量 y 进行度量。函数 $\psi(z|y)$与具有偏好 y 的雌性个体选择具有显形 z 的雄性个体进行交配的机会成正比。这样,如果有两种雄性个体存在,z_1 和 z_2 在雄性个体中分别占有 p 和 $1-p$ 的比例,那么一个偏好值是 y 的雌性个体将与一个 z_1 型雄性进行交配的概率是:

$$\frac{p\psi(z_1 \mid y)}{[p\psi(z_1 \mid y)+(1-p)\psi(z_2 \mid y)]}$$

Lande 考虑了下列三种偏好类型:

(1) 定向偏好(Directional preference):$\psi(z \mid y) = \exp(yz)$。此时,所有的雌性个体都偏好与和具有较大 z 值的雄性个体交配,但它们在歧视程度上是不同的;

(2) 绝对偏好(Absolute preference):$\psi(z \mid y) = \exp[-k(z-y)^2]$,其中 k 表示常数。此时,一个偏好值为 y 的雌性个体最喜欢与尾巴长度为 $z=y$ 的雄性个体交配,并且它们对雄性个体的情愿程度在上述峰值的

两侧都会下降。

(3) 相对偏好(Relative preference)：$\psi(z \mid y) = \exp\{-k[z-(\bar{z}+y)]^2\}$，此时，一个雌性个体最喜欢和尾巴长度比平均值高出 y 的雄性个体交配。

一个 z 值的雄性个体的适应度不但取决于其存活的概率 $\varphi(z)$，也取决于其交配的成功情况，而交配成功与否又取决于雌性个体的偏好 y 的分布以及 z 的分布。

我们假设所有的雌性个体都能够交配，并且不存在雄性的亲代投资(parental investment)。因而对雌性个体不存在直接的自然选择，这是因为所有的雌性都可以交配并且影响尾巴长度的基因并不会在雌性个体中得以表达。那么为什么影响 y 的基因在频率上会发生变化呢？在本质上，这是因为存在由同型交配(assortative mating)引起的 y 和 z 之间一种遗传协变性(genetic covariance)。换句话说，具有代表较高 z 值基因的雄性个体倾向于具有代表较高 y 值的基因，反之亦然。

遗传协变性存在的理由需要在具体细节上阐释清楚。考虑一个具有较高偏好值 y 的雌性个体。它会将代表较高 y 值的基因传递给其后代；同时，因为该雌性会和一个具有较高 z 值的雄性个体进行交配，所以那些子代个体还会从父亲那里得到代表较高 z 值的基因。这样一部分遗传协变性就会从直接联系的前一世代的同型交配中产生。但是在前面若干世代的同型交配中，产生了一个进一步的效应，这个效应导致了连锁非均衡的情况，于是具有代表较高 y 值基因的配子也倾向于携带代表较高 z 值的基因。

那么，在 Lande 的模型中，雌性偏好 y 的演化仅仅是因为对雄性的自然选择改变了 z 值，并且在影响 y 和 z 的基因之间存在一个非随机的联系(遗传协变性也可以从基因多效性中产生，但是由于我们关注的特征是雄性的形态以及雌性的偏好，因而忽略这一可能性是合乎情理的)。第一个结论是，存在一条表示均衡状态的直线(如图 26 所示)，而不仅是存在单个的均衡点。Kirkpatrick (1982)在一个双基因座模型中也得到了一个相似的结论。这样，对于雌性平均偏好 $\bar{y}$ 的每一个值，存在对应的一个

雄性尾巴长度平均值 $\bar{z}$。平均尾巴长度不需要对应于存活概率函数中的最优长度。如果一个种群处于这条均衡线上，则并不存在推动该种群偏离这条直线的力量。

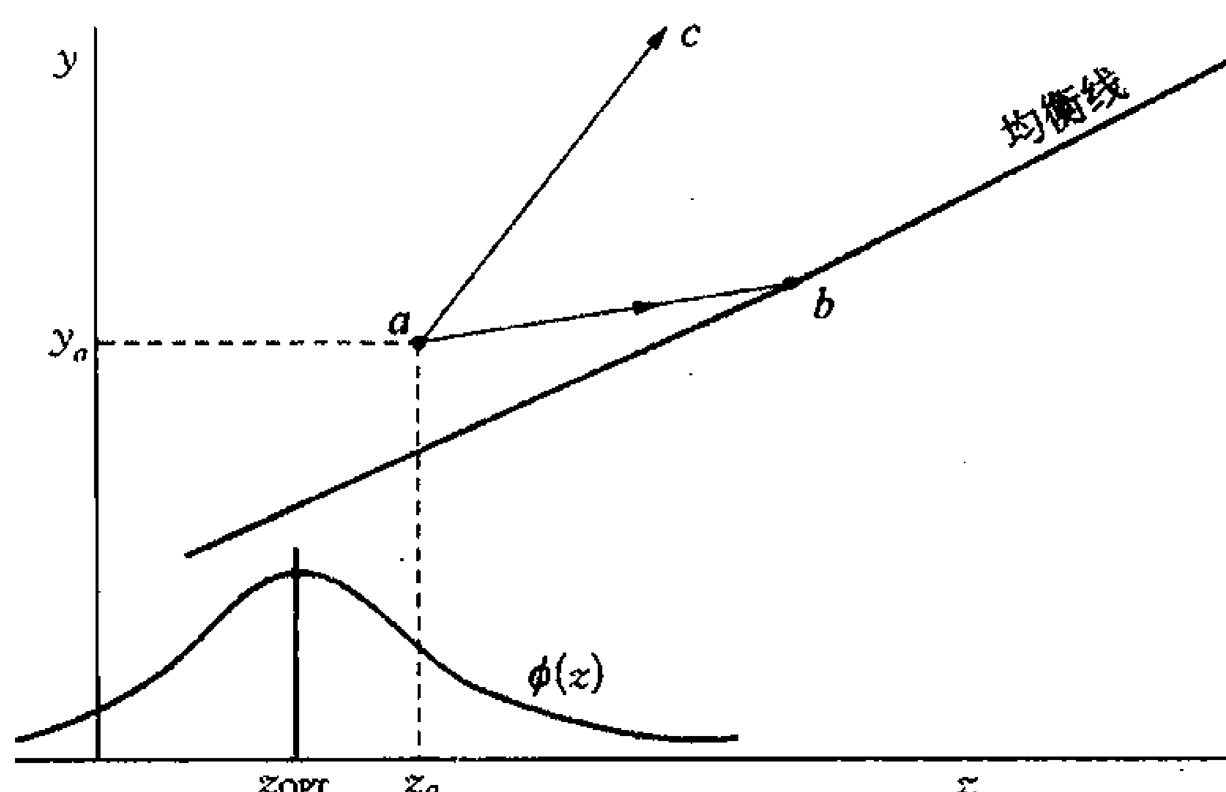


图 26 性别选择模型(Lande,1981)

存在一个乍看上去有违直觉的均衡特征。考虑下面一个例子，其中雌性个体具有绝对偏好 $\bar{y}$。最适合的雄性合子具有表现型 $\bar{z}$，存活和交配选择的净效应已标准化。所以，有人或许会想最受雌性欢迎的雄性类型也应该是 $\bar{z}$，也就是说 $\bar{y}=\bar{z}$。但是，这并不正确。事实上，$\bar{y}>\bar{z}$。其理由是，如果一个雌性个体想要最大化自己和具有表现型 $\bar{z}$ 的雄性交配的机会，它必须偏好与具有较高 z 值的雄性进行交配，从而抵消大多数存活的雄性都具有低于 $\bar{z}$ 的 z 值的这个事实。

这个均衡是如何维持的呢？一个直观的解释如图 27 所示，在图中，我们假设所有的雌性个体都具有相同的绝对偏好 $\bar{y}$。在自然选择前，合子中 z 值得初始分布是 $p(z)$，其均值为 $\bar{z}$。在存活选择之后的分布与 $p^*(z)=p(z)\varphi(z)$ 成正比。函数 $\psi(z|\bar{y})$ 度量了雄性个体的交配成功概率，所以 $p'(z)=p^*(z)\psi(z|\bar{y})$ 给出了发生交配雄性个体的比例的频率分布。在均衡状态下，$p(z)$ 和 $p'(z)$ 的均值必须相等，并且 $p'(z)$ 的方差较小，在 Lande 的模型中，均衡状态的方差是通过突变来维持。

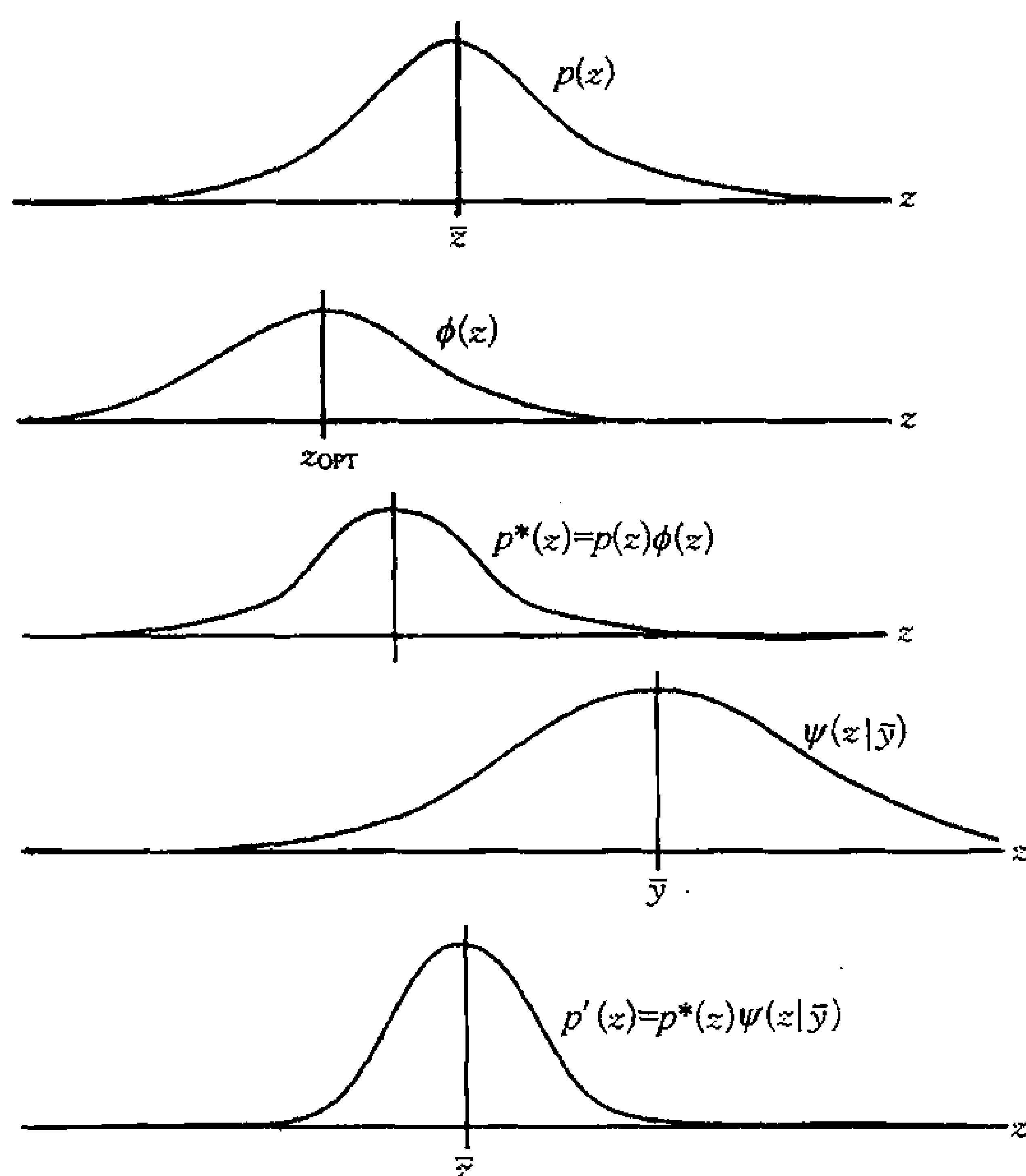


图 27 Land 性别选择模型(1981)的均衡问题

当种群不处于均衡线上时,它又是如何演化的呢?假设种群位于这条直线的上方(如图 26 中的点 a),那么此时雌性个体的偏好程度 y_a,相比能够维持现存的尾巴长度值 z_a 的偏好程度来的大。因此在性选择下,z 值将会增长,并且由于偏好程度和尾巴长度之间的遗传协变性,y 值也会增长。Lande 给出演化路径的斜率为 B/G,其中 G 表示变量 z 的可加的遗传变异,而 B 表示在变量 y 和 z 之间的可加的遗传协变性。假设这个斜率值小于均衡线的斜率,那么种群必将演化至中性(neutrally)稳定均衡点 b。

路径 $a \rightarrow b$ 表示一个演化过程,在这个过程中,因为雌性个体的偏好,雄性个体的表现型会游离存活的最优值。这并不是一个失控的过程,因为它会中途停止。但是存在另一种情况,我们用路径 $a \rightarrow c$ 来表示。B/G

这个斜率值可能大于均衡线的斜率。如果那样的话，演化会在不确定的状态中持续下去，真的成为一个失控的过程。最终，这样的过程将导致种群的灭绝。更有可能的是，当雄性的存活概率随着 z 的增加相比假设的高斯曲线下降的更快时，整个演化过程便会停止。

能够破坏均衡线稳定（趋向路径 $a \to c$ 而不是路径 $a \to b$）的因素有以下一些：第一，对雄性特征的自然选择力量比较弱（这导致均衡线有一个较小的斜率）；第二，在雌性的偏好中，可加的遗传变异程度较高（这又导致 B 值较大，从而有一个较大的 B/G）。

即使均衡线是稳定的，种群也可能沿着这条直线相当快速地演进。如果一个种群被迫离开这条直线，比如由于遗传漂变（genetic drift）所引起，那么种群将回到均衡直线上的另一个不同的点。这样，次生性别特征（secondly sexual characters）将会快速变化。

在总结了 Lande 的种群遗传模型之后，我们很容易可以看到基于博弈论分析的困难之处。假设博弈的回报用所生产后代的数量来简单衡量。所有的雌性个体会具有相同的适应度，因而 y 将不会变化。那么上述难点就会降解至一个平凡而肤浅的问题，那就是，对于一个给定的 y 值，z 值将演化至多少？为了避免这一点，我们可以用所生产的孙代个体的数量来衡量雌性个体的回报，于是我们就可以将它们雄性子代之间适应度的差异考虑进来。这个方法更值得期待，但又陷入两个明显的障碍之中。

(1) 假设我们用突变异种 yz^* 和 y^*z 的入侵来分析某个种群 y^*z^* 的稳定性，但由于 yz^* 雌性个体和 y^*z 的雌性个体具有相同的适应度，上述的分析思路并不可行。只要有一种雄性存在，两者便不会有差异。这样就迫使我们同时对突变异种 y 和 z 进行分析。

(2) 想要计算出一个雌性个体的雄性子代的适应度，实际上就是要知道变量 y 和 z 之间的遗传协变性。

事实上，要克服这些难点，就是要能够写出一个完整的种群遗传模型。我对性选择的问题进行了研究，主要得出下列事实，即使我们对表现型演化感兴趣，但对这些表现型的遗传协变性的性质没有具体的认识，那

么就很难保证一个博弈模型的是合适的。于是,我们有可能被迫转入一个更为困难的工作之中,那就是分析一个具体精细的遗传模型。

五、具有交替行动的博弈

通过设想下列情景能够最好地理解某些非对称的竞争,那就是设想某个竞争参与者先做出第一步"行动(move)",然后另一个竞争参与者针对这个行动选择最优的反应。比如,A. Grafen(私人交流)就通过这种方式分析了群居的膜翅目昆虫中性别比演化的问题。Trivers 和 Hare 探问在蚁王受到控制的情况下以及在工蚁受到控制的情况下,性别比将演化至何种状态。由于在蚂蚁中,实际的雄雌性别比接近于 3∶1,且这最受工蚁的欢迎,于是他们得出结论说性别比是由工蚁来控制的。Grafen 却认为蚁王能够决定它生产的雄性和雌性的卵的数量,且受制于能够产卵的总的数量,并且工蚁能够决定能够繁殖的雄性和雌性的数量以及它们愿意养育的工蚁的数量,且也受制于总数的上限以及蚁王所生产的雄性和雌性的卵的数量。他找到了这样的一个 ESS,使得在给定对方所采取的策略的情况下,无论是蚁王还是工蚁都不可能提高它们自已的综合适应度(inclusive fitness)。这个分析非常复杂,在这里不打算给出具体的细节。最本质的一点在于,为了找到蚁王的最优策略,就必须确定在蚁王采取每一个可能的策略下,工蚁将采取什么样的反应,并且蚁王将根据工蚁的反应来选择最大化其综合适应度的策略。

一个比较简单的例子是 Vehrencamp (1979)使用同样的方法对群居种群中繁殖偏斜(reproductive skew)进行的分析。假设存在一个具有 k 个潜在繁殖者的种群,其中有一个个体处于支配地位而另外的个体都处于从属地位。如果 k 个个体作为一个种群得以维持,则生产的后代总数是 $k\overline{W}$,其中 $\overline{W}$ 表示种群中生产后代者平均的适应度;如果它们分裂并且单独进行繁殖,则每一个个体都可以生产 W_1 个后代。处于支配地位者可以生产任意数量的直系后代 W_D,直到 $k\overline{W}$ 为止。剩下的后代数量 $k\overline{W}-W_D$ 会在剩下 $k-1$ 个处于从属地位者之间平均分配。一个从属地

位的个体可能会离开种群而进行单独繁殖。Vehrencamp 假设如果有一个从属地位者离开，那么它们都会这样做。如果从属地位者每次离开一个，那么也很可能解得稳定策略。

在分析这样的情形时，我们假设支配地位者作出第一步"行动"，即选择一个后代数量值 W_D，从属地位者接着作出它们的反应，或是留下或是离开。在考虑从属地位者的行为之后，支配地位者会选择一个使其适应度最大化的 W_D 值，如果个体之间是没有亲缘关系的，那么很容易看出该博弈的 ESS（见图 28a）。支配地位者不会把从属地位者的后代数量压制到低于 W_1 的状态，否则它们便会离开这个种群。如果 $\overline{W}<W_1$，个体都会孤立起来；如果 $\overline{W}>W_1$，它们便会以整体的形式维持下去，并且每一个从属地位者都生产 W_1 个后代（或者略微高于 W_1），并且支配地位者将生产 $k\overline{W}-(k-1)W_1$ 个后代。如果支配地位者能够影响整个种群的规模（例如，如果从属地位者每次只会离开一个），那么它便会选择一个 k 值，使得 $k\overline{W}-(k-1)W_1$ 达到最大。

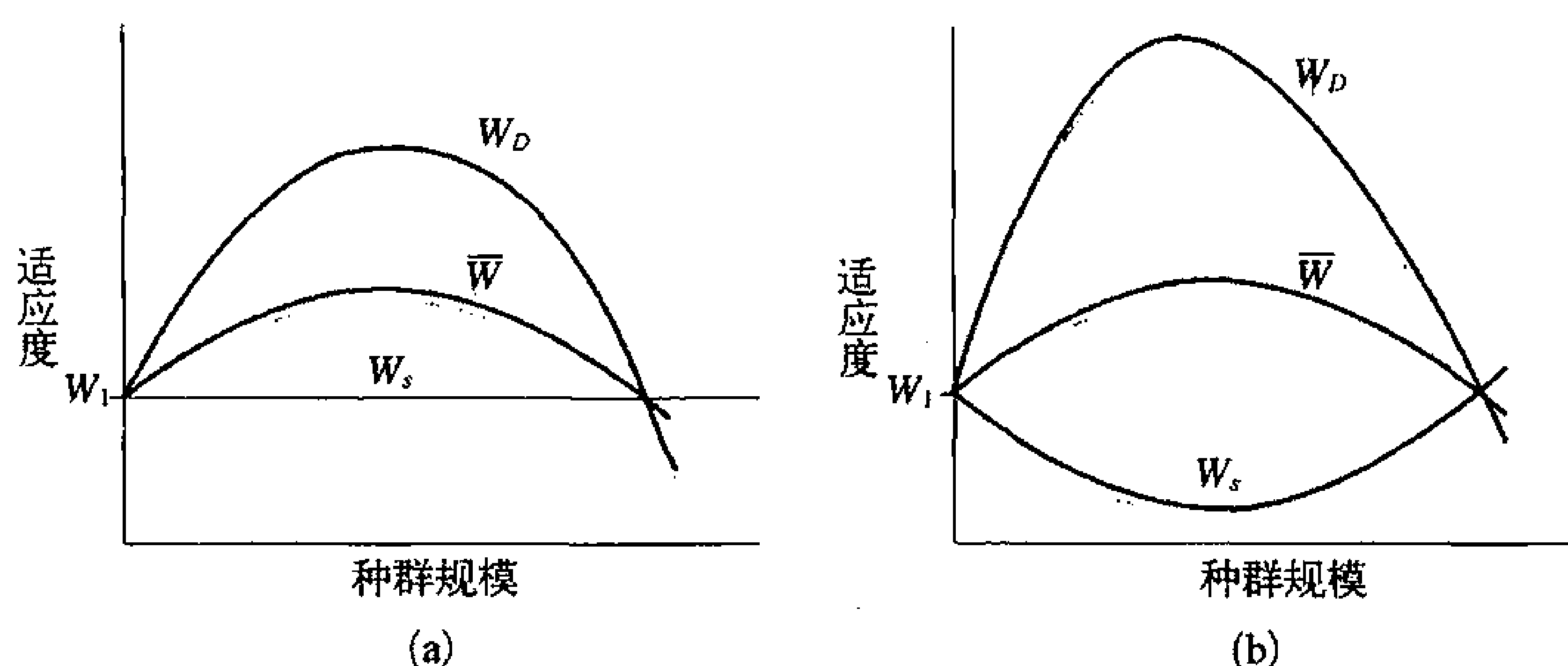


图 28 没有亲缘关系的种群(a)和有亲缘关系的个体(b)成功生育后代的曲线示意图。W_1 表示单个生育者的适应度，W_S，W_D 分别表示从属地位和支配地位的个体的适应度，$\overline{W}$ 表示种群生育者的平均适应度。（参考了 Vehrencamp 在 1979 年的研究成果）。

现在假设个体之间是有亲缘关系的，并且相关系数为 r。令 W_0 为种群中一个从属地位者生产的直系后代的数量，它能够使得从属地位者离开种群并且单独繁殖的行为变得无利可图。为了找到 W_0，我们先要分别

计算一个从属地位者单独繁殖和在种群中繁殖时的“综合适应度”IF_S 和 IF_G。在每个情形下所计算的是在从属地位中表达的基因 A 复制的总数量，这些复制在遗传上保持一致，并且这个基因将通过整个种群的形式传递到后代中去。严格地说，这并非 Hamilton (1964)认为的综合适应度的概念，但是如果 A 和 A′分别表示导致从属地位者留在种群中和离开种群的基因，并且如果进一步满足 $IF_G>IF_S$，那么就可以得出：基因 A 的频率相对于基因 A′得以增加。这样：

$$IF_S = W_1 + r(k-1)W_1$$

$$IF_G = W_0 + r(k\overline{W} - W_0)$$

当 $IF_S = IF_G$ 时，W_0 达到最小值，使得从属地位者不值得离开种群，即

$$W_0 = W_1 - [rk(\overline{W} - W_1)/(1-r)]$$

这一点如图 28b 所示。要使得整个种群一直存在，必须满足 $\overline{W}>W_1$，也就是说，必须存在种群繁殖的全面优势。无论种群成员是否有亲缘关系，这一点都是正确的。如果种群存在，那么在支配地位者和从属地位者之间繁殖成功的偏差会随着 r 而增加，也会随着 $\overline{W}-W$ 而增加。在相互间没有亲缘关系的种群中，从属地位者必须像它们独立生活时($W_0 \geqslant W_1$)一样行动；在有亲缘关系的种群中，从属地位者的表现就会较差，并且在极限状态下，从属地位者将不再繁殖后代。

第十一章　生存史策略和体型博弈

存在大量的文献都致力于研究生存史策略的演化问题，综述性文献可见 Stearns (1976)以及 Charlesworth (1980，第五章)。这个问题关注在生存、生长和繁殖之间的资源配置。大多数前人的分析都把这个问题看作一种“与自然的博弈”，那就是在固定的生长速度、死亡率和生育能力的约束下的一个最优化问题。而 Mirmirani 和 Oster (1978)对植物生长的分析却是一个例外。一株植物的生长速度将取决于其自身的形态大小，并且也取决于与其相邻植物的形态大小以及它们之间对阳光、水分和营养物质的竞争强度。对于一株单独生长的植物和一株处于竞争环境中生长的植物来说，它们的最优策略——即能够把资源在生长和繁殖之间进行合理分配以最大化繁殖的总产出的策略——将是不一样的。在后一种生长情形中，我们必须找到一个为演化稳定生长策略。Mirmirani 和 Oster 考虑了相邻的植株可能具有亲缘关系这个附加的复杂因素，但是在下文的讨论中这种可能性将会被忽略。

寻找演化稳定的生存史策略将是非常困难的。在本章中，我只考虑一种特定的情形。在建立模型的过程中，所使用的动物雏形是雄性赤鹿。在晚秋时节，一只雄性赤鹿持有的妻妾群已达到 15 头雌鹿之多。在雄鹿之间争斗时常发生，并且争斗的

胜利可以使一只雄鹿控制一个更大的妻妾群并保持更长的时间。六岁以下的雄鹿还没有进入发情期，虽然它们可能偷偷地进行过交配。在那个年龄以上的雄鹿每年都会进入发情期，在发情期内，它们几乎耗尽了身上的脂肪储备，因此生长很慢甚至停止。

从这个生存史模式中推导出模型如下所述。动物个体在达到 x 岁之前只生长而不繁殖，在达到这个时点时，它们的体型已经达到了 m。x 越大，动物存活到那个年龄的概率就越小。我们假设存活的概率以及能达到的体型大小都只取决于 x，而不取决于该种群中其他成员的行为，从这个角度看，这个模型相比 Mirmirani 和 Oster 所考虑的模型更为简洁。在达到年龄 x 岁之后不存在进一步的生长。每一年繁殖的成功取决于 m，或者更精确地说，是取决于个体相对于种群中其他个体的体型大小。那么，演化稳定的 m 值是多大呢?

在不同的背景下，Parker (1979)分析了一个类似的模型。他考虑的是雄性和雌性之间的竞争，而不是为了争夺雌性而发生在雄性个体之间的竞争。这样一个雄性个体的成功取决于它相对于雌性个体的体型大小，并且反之亦然。那就是说，他考虑的是现在所讨论的博弈的一个非对称的版本。由此他得出结论：没有 ESS 存在。于是他所建立的系统处于持续的循环之中。很有可能的是，这种不稳定性正是在第 135 页和附录十中讨论的周期不稳定性的一个特例。另一种可能的情况是出现随机扰动，这种不稳定性也是这种模型的对称版本的一个特性。

因而 Parker (1979)将他的模型看成是对消耗战模型的修正，在消耗战中，胜利者必须支付它所有的愿意承担的代价，而不仅是失败者所承担的代价。如果一个动物的生长超过其取得竞争胜利所必需的体型大小，那么它不能够要回多付出的代价。Parker 把这种情形称为“对手—独立成本”博弈。这种博弈的对称版本的支付矩阵如表 24 所示。

Haigh 和 Rose (1980)已经证明这种博弈不存在 ESS，因此在这个基础上我认为 Parker 通过计算机模拟找到的不稳定性也是他的模型对称版本的一个特征。Haigh 和 Rose 提出了一个修正的模型，但这个模型也不存在 ESS。但是，我在这里更倾向于做出彻底的改变。表 24 所表示的

博弈并不能使我满意，这基于以下两个理由：

表 24 “对手—独立成本”博弈

参与者	A	B
成本	m_A	m_B
回报	$V-m_A$	$-m_B$, if $m_A>m_B$
	$V/2-m_A$	$V/2-m_B$, if $m_A=m_B$
	$-m_A$	$V-m_B$, if $m_A<m_B$

(1) 一个个体的适应度应该是其繁殖后存活的概率和不繁殖时其生殖力的乘积。它不可能用从回报 V 中减去一个成本 m_A 或者 m_B 的形式来恰当表示；

(2) 生殖力并不取决于在成对竞争中的成功率。

我所提出的模型如下所述。繁殖种群中体型大小的概率分布是 $p(y)$，满足：

$$\int_0^\infty p(y)dy = 1$$

一个体型大小为 m 的个体比随机选择的对手体型更大的概率是

$$z = \int_0^m p(y)dy$$

令生长到体型大小为 y 时仍存活的概率为 $s(y)$。如果体型大小为 m 的个体面对随机选择的对手展开 k 场成对的竞争，并且一旦取胜适应度就增加 V，那么这个个体总的适应度是

$$W(m) = kVs(y)z$$

但是，在很多竞争的场合中(包括炫耀求偶，对妻妾群的竞争，对种群中等级位置的竞争)，没有理由认为 $W(m)$ 是 z 的一个线性函数。这样一个更一般的模型是

$$W(m) = s(y)V(z) \tag{11.1}$$

其中，$V(z)$是 z 的一个非线性函数。

给定 $s(y)$和 $V(z)$的具体形式，我们就可以找到一个演化稳定的概率分布 $p(y)$。对于这个问题，已无法从分析的角度给出进一步的结论。作为替代，我将考虑一个离散的情形，在这个情形中，在给定的若干年之后，生长就不再进行。这种情形的一大优点是在很多情况下都比较贴近现实，包括赤鹿的例子，并且从中导出有意义的定性结论也相当容易。

假设种群中的典型成员开始繁殖的年龄是 n，并且在这之后不再生长。设 p_n 为从年龄 n 存活到年龄 $n+1$ 的概率，p_n 取决于 n，但不取决于一个个体是处于生长阶段还是繁殖阶段。那么一个个体存活到开始繁殖的年龄 n 的概率是

$$S_n = p_0 p_1 p_2 \cdots p_{n-1}$$

并且能够繁殖的期望年数是

$$Y_n = 1 + p_n + p_n p_{n+1} + \cdots$$

现在，在给定的一年中，我们对种群中典型成员和罕见的突变异种个体的繁殖成功率进行比较，这些突变异种在 $n-1$ 岁或者 $n+1$ 岁开始繁殖。设 H_n 为典型成员的繁殖成功率，而设 M_n 为首次繁殖在 x 岁的突变异种的繁殖成功率。那么对应的适应度为

$$W_n = S_n Y_n H_n$$

$W_{n+1} = S_{n+1} Y_{n+1} M_{n+1}$

并且 $= S_n p_n (1 + p_{n+1} + p_{n+1} p_{n+2} + \cdots) M_{n+1}$

$= S_n (Y_n - 1) M_{n+1}$

通过类似的计算，可得

$$W_{n-1} = S_n (Y_n + 1/p_{n-1}) M_{n-1}$$

因此，如果一个首次繁殖发生在年龄 n 的种群是演化稳定的，那么

$$\frac{M_{n+1}}{H_n} < \frac{Y_n}{Y_{n-1}} \tag{11.2a}$$

并且
$$\frac{M_{n-1}}{H_n} < \frac{Y_n}{Y_n + 1/p_{n-1}} \tag{11.2b}$$

如果上述第一个不等式不能成立，那么在年龄 $n+1$ 岁开始繁殖的突变异种就能够侵害整个种群；而如果上述第二个不等式不能成立，那么在年龄 $n-1$ 岁开始繁殖的突变异种就能够侵害整个种群。

M_{n+1}/H_n 是一个直到 $n+1$ 岁才停止生长的罕见个体和一个来自到 n 岁就停止生长的种群的个体之间繁殖优势的比值。由于每年体型的边际增长都随着年龄的增加而递减，那么 M_{n+1}/H_n 经常会随着年龄的增加而下降。相类似地，M_{n-1}/H_n 会随着 n 的增长而增加，并且这两个比值都趋向于 1。

考虑具有固定死亡率的第一种情形(即没有衰老)，满足 $p_0 = p_1 = p_2 \cdots p_n = p$，举例来说，假设 $p=0.75$。那么 $Y_n = 4$，$Y_n/(Y_n-1) = 1.33$，并且 $Y_n/(Y_n+1/p_{n-1}) = 0.75$。由两种情形需要考虑，如图 29 所示。

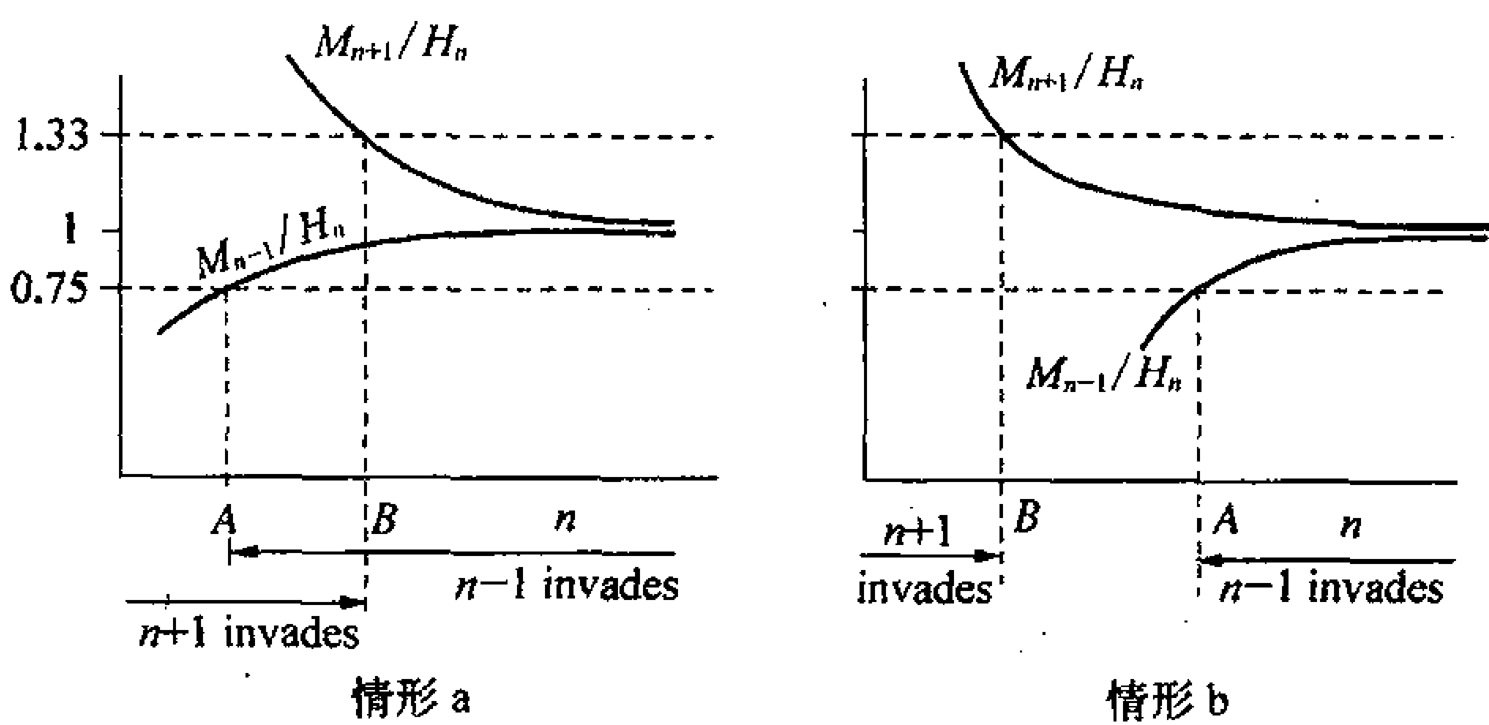


图 29 体型博弈。上方的虚线和下方的虚线分别表示 $Y_n/(Y_n-1)$ 以及 $Y_n/(Y_n+1/p_{n-1})$ 的图像。其中的符号和具体解释见文中所述。

在情形 a 中，没有一个年龄级是不可侵犯的。在 A 到 B 之间的任何年龄级都可以被较早成熟或者较晚成熟的突变异种所侵犯。结果将是一个表现型可变的种群，并且表现型大概在 A 到 B 的范围内变化。

在情形 b 中，任何一个在 B 到 A 范围内的表现型都是不可侵犯的，无论是提前成熟还是推迟成熟的突变异种。结果将是一个表现型一致的种群，并且表现型是范围 B 到 A 中的众数。而种群中实际的众数表现型

将取决于种群演化的历史，即取决于是从上方达致稳定范围还是从下方达致稳定范围。

情形 a 和情形 b 分别对应于何种生物学的情形呢？在情形 a 中，在种群中体型最大的个体能够得到一个很大的优势（$M_{n+1}/H_n \gg 1$），但是个体最小者不会承担一个成比例的劣势（见图 30a）。结果是一个可变的种群，并且有可能是一个具有二态性的种群。一个可能的例子是蜜蜂（见第 73 页），在这个例子中，体型较大的雄性个体变成巡逻者而体型较小的则成为盘旋者，这里，最关键的一点是盘旋者尽管处于劣势但其适应度并不为零。可变性的存在是因为有一个可以替代较大 n 的策略，那个策略能够带来适当的回报。

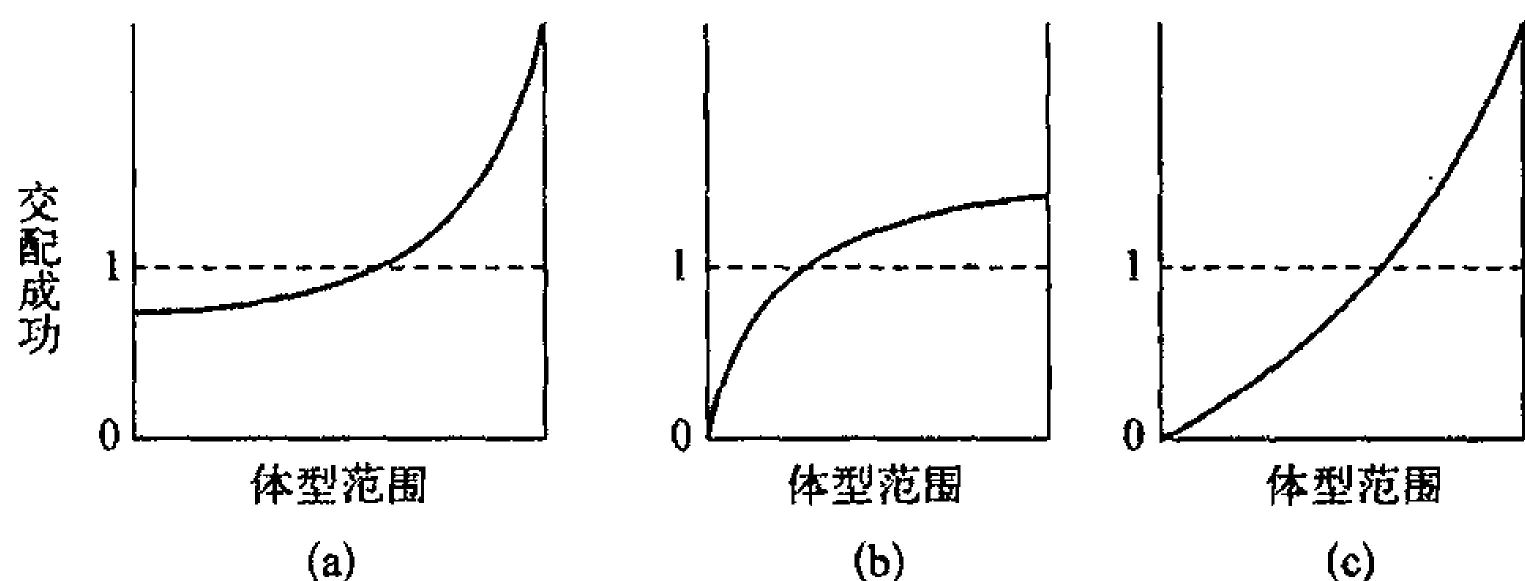


图 30 在种群的体型范围内的三种情形，其中一个个体交配成功可以随着个体位置的变化而变化。

在图 30b 中，种群中体型最小的个体将承受一个较大的惩罚（$M_{n-1}/H_n \gg 1$），但是体型最大者并不会得到相应的优势。种群是一致的，因为无论哪种突变异种都不能将其侵害。较小的突变异种具有较低的适应度，但较大的个体也得不到多少优势。一个可能的例子是斑尾林鸽，Murton、Westwood 和 Isaacson (1964)研究发现：在冬季的鸽群中，一个等级体系被建立起来，并且处于等级底层的个体往往只有挨饿的份。

如果最大的个体的巨大优势和最小个体的巨大劣势同时存在那又会发生什么情况呢？（见图 30c）如果按照一直所假设的，存在一个固定的死亡率，那么没有一个 ESS 会存在。条件(11.2a)永远不会得到满足，于是无论 n 取什么值，那些延迟成熟的突变异种仍然能够侵害整个种群。

这样，在图 30c 中，最关键的是把随着年龄而不断提升的死亡率纳入考虑的范围，即衰老是存在的。这一点在图 31 中得到体现。在衰老的接近之前，成熟期不会被推迟。这可能是代表了雄性赤鹿的情形。

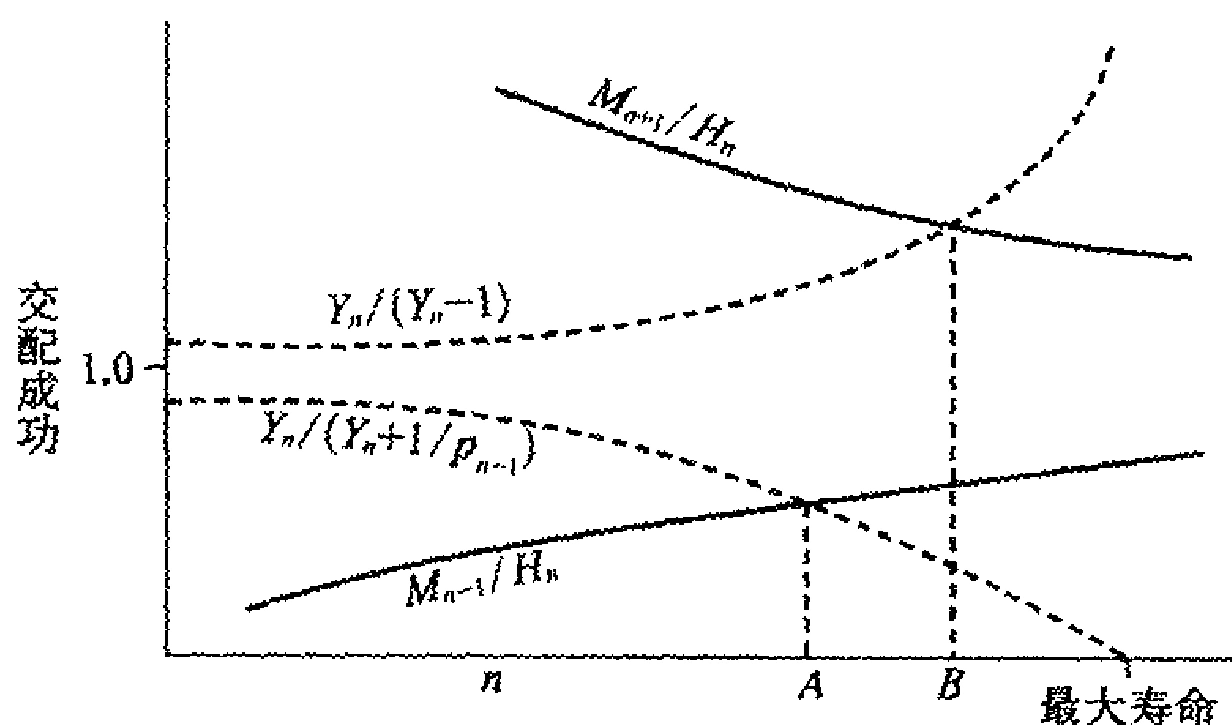


图 31 考虑衰老的因素的体型博弈。其中的符号和具体解释见文中所述。

第十二章　诚实、议价和承诺

这一章致力于研究在竞争过程中信息传递的问题。从博弈论的观点看来，这个过程还没有被很好的理解。虽然有大量的数据资料存在，但是其中大多数都是由动物学家收集的，而对于理解为什么在某些情形下自然选择会有利于信息的传递上存在的难点，他们并不重视。因此，动物的行为常常不会与其在自然界中发生的背景相联系，也不会与其对适应度的作用相联系。只有对这些例子根据一种恰当的演化理论重新进行分析后，才有可能正确地理解其中的内涵。

同时，我将回顾一些相关的事实并且提出一些可能的解释。在这一过程中，我刻意使用了人类作为类比去做出假设。当然，研究动物行为的学生总是这样做，我也不例外。然而，正确的步骤是，一旦找到假设，就使用种群模型的术语再次给出假设。如果这步不能实现，假设就不能成立。对于这里讨论的观点，我将努力阐明如何做到上述的步骤，但是这样得到的模型可能会比其本来面目略有简化。我这样做的理由是如果没有相关的数据，那么一个在细节上清晰度很高的模型也不能够证明其是正确的。所以本章的内容应该看成是对实证研究和理论研究应该采取哪种方式的思考。

在考虑到信息传递的演化时，在下述两种类型的信息之间

存在着基本的差异，正如本书第35—36页论述的那样：

(1) 关于资源控制能力(resource-holding power, RHP)的信息，也就是说体型大小、武器等等，它们都有可能影响到升级战斗的结局。

(2) 关于动机的信息，也就是说动物接下来会做什么的信息。

为什么一定要区分这两类信息的理由如下所述。在一个给定的环境中，导致动物表现出不一样的行为的一个遗传上的改变（那就是说在其动机系统中的一种改变）对于动物来说会以很小的选择性成本发生，除了变化在行为本身中具有选择性的结果之外（那就是说升级的战斗可能会导致受伤）。在竞争之外，一种能够提高动物RHP的遗传上的改变将会使动物承担很高的代价。例如在上一章中讨论的那样，赤鹿体型的增大就暗示着繁殖的延迟以及死亡率的大幅提升。当然在实际的场合下，很难确定一种变化的选择性成本究竟是什么。最关键的一点是，这种成本无论高还是低，都应该在演化的解释中加以考虑。

解释有关RHP的信息传递并不困难，这就是在评估试探阶段发生的，如第九章中所论述的那样。困难之处在于解释有关动机的信息，这主要是因为没有什么东西可以阻止动物对其将做出的行动“说谎”，更正式地说，很难看到自然选择是如何保持信号和其后的行为之间的一个一致关系。Zahavi (1981)也给出了这一基本观点。

下文部分重温了一些实证的数据，部分二考虑了一种可能的情形，既然理论上认为在信息(message)和含义(meaning)之间不能维持一种稳定的关系，那么我们观察到的是一种持续变化的状态。部分三和部分四讨论了两种过程，“讨价还价(bargaining)”和“承诺(commitment)”，这两种行为与人类的竞争可形成类比。当资源是可分时，就会涉及讨价还价。这引致了一种观点，那就是信息的传递已经逐渐演化成为领土竞争行为中不可缺少的一部分。对承诺的分析得出的结论是在形式上类似的动物与人类的承诺行为之间没有恰当而贴切的类比性。

一、动物竞争中的信息传播

大量的文献认为，在某种意义上，在动物的竞争过程中的确存在信息的传递(例如，Stokes，1962a，b，Dunham，1966，Andersson，1980，对鸟类的研究；Hazlett，1966，1972，Hazlett 和 Bossert，1965，Dingle，1969，对甲壳纲动物的研究；Simpson，1968，Dow，Ewing 和 Sutherland，1976，Jakobsson，Radesater 和 Jarvi，1979，对鱼类的研究；Rand 和 Rand，1976，对蜥蜴的研究；Riechert，1978，对蜘蛛的研究)。这些研究建立起四个主要观点：

(1) 在竞争过程中，一个动物使用一定范围的行动是很普遍的。这些行动似乎是按照进攻倾向的逐步增强进行排列的；

(2) 相同的一个个体在其当前表现的行为和其后做出的行动之间存在某种相关性，在某种意义上，信息会在这些行动中呈现出来；

(3) 某个个体当前表现的行为和其对手其后将采取的行动之间存在某种相关性，在这个意义上，信息被接收到了；

(4) 一种常见的竞争模式总是以具有较低程度的进攻性的行动开始，然后逐步升级，在这个过程中每一个动物都会对对手进攻性的升级采取相应的行为。这样的竞争不一定必须以身体接触而告终。

一个重要的问题是，个体采取的行动能够将有关长期意图的信息携带至多远，并且特别重要的是，哪一个将成为最后的赢家。Caryl (1979) 带着问题重新分析了山雀(Stokes，1962a，b)、松雀(Dunham，1966)以及贼鸥(Andersson，1980)的数据，他的研究结论如下所述：

(1) 炫耀是肉体进攻的较差的预测因子。没有一个炫耀行为会以较高的概率继之以进攻的产生。某个具体的炫耀行为可能会和一年中某一次进攻行为相关联。在上述三种物种中的两种中，一只鸟最具攻击性的炫耀行为与另一只鸟的撤退行为是不相关的；

(2) 有些炫耀的行为是立刻撤退的良好预测因子；

(3) 两种不同的炫耀行为可能会对信息接受者产生同样的效果，但

是这两种行为预测了关于炫耀者的不同信息。

一个"我投降"信号的存在是容易被人们理解的,在其他的种群中也能够相类似的信号(比如,Dow 等,1976,对 Aphysemion striatum 鱼的研究)。除此之外,几乎没有理由认为炫耀的行为在传递了有关行为动机的信息,或者说传递了一只鸟将会选择的升级斗争的程度的信息。

在对鱼类的研究中也可以得到一个极为相似的结论。Simpson 对搏鱼(Betta splendens)的研究特别具有启发性,因为他说"成功描述具有威胁性炫耀行为的判断准则是从竞争参与者炫耀行为之间的差异上对遭遇战结果的预测"。正如上文解释的那样,这样的一个准则从理论角度上看似乎是不恰当的,所以这个准则在实践中也遭到失败也是令人感兴趣的。Simpson 的确找到了一个的确能够预测竞争结果的特征(如腮盖竖起来的时间),但是只在一场竞争中最后两分钟才有效。在同一种竞争的较早的时候,有四种情形胜利者在这方面超越了失败者,有两种情形失败者超越了胜利者,并且另外两种情形下,没有差异存在。换句话说,即使当研究者期望用炫耀行为预测结果时,他们这样做也遭到失败。

Dow 等人(1976)研究 A. striatum 鱼之后发现在争斗的第一个四分之一的时间里,相比最终的失败者而言,最终的胜利者往往更多地表现出最具攻击性的行为(咬伤对手),但是随后胜利者和失败者便无法分辨。看似令人难以置信的是,自然选择会有利于在竞争一开始就发出"我不打算持续足够长的时间以确保胜利"的信号,并且在此之后不再传达更多的信息的那条鱼。这些研究者承认,这个解释很可能在人造的环境中失灵,在人造环境中争斗才发生。鱼是被放置在一个容器里,并用透明的障碍物将其分开,并且在一段熟悉期之后,争斗就会由于障碍物的突然抽离而一触即发。紧接着障碍物移开之后就研究鱼所表现的行为可能是不适当的。

Jakobsson 等人(1979)研究了丽鱼科鱼(Nannacara anomala)的竞争行为,也是在实验室中做的研究。总的来说,在微小的的确存在于最终胜利者和失败者之间的行为差异在接近争斗结束时出现这一点上,他们的研究结果与 Simpson 的研究结果是很相似的。但是在这个研究中,可以

知道胜利和失败是如何决定的。鱼在根据体重的大小仔细配对，在总共5克的体重中两者的差距不超过0.2克，发现在11场竞争中有10场是较大的鱼获得胜利。这些学者认为这种对体型大小的精确估计是通过嘴对嘴的扭打来实现的，这也是这种竞争的一大特点。

虽然这有可能是错误的，但是我们仍要得出结论，那就是所有观察到的炫耀行为只是对 RHP 评估的一个简单的辅助。Dow 等人声称在 Aphysemion 鱼中，竞争的胜利和体型大小、所着颜色或是鱼鳍面积都没有相关性。如果断言炫耀的形式从不与竞争胜利和失败相关联这也是错误的。举例来说，Riechert (1978)展示了在漏斗网蜘蛛中，当允许存在所有权和体型大小的差异时，竞争获胜的蜘蛛总比失败者表现出更具可变性的行为。

二、炫耀性现象

对于为什么很多物种有很多种不同的威胁性炫耀行为这个问题，Andersson (1980)提出了一个解释。最初，某些动作总是习惯性地与实际的进攻行为相联系，在 Andersson 研究的海鸥的例子中，这些动作包括伸展一下脖子准备啄食以及从身体的一边举起腕关节。只要这样的一种“有意图的动作”习惯性地与进攻相联系，那么这将很有效地使得对手采取撤退的行动。那么即使当它们进攻的动机较低的时候，个体做出这样的动作也是有利可图的。于是，根据已经多次讨论的假设场景，这样的信号必将失效。

然而，正如 Andersson 指出的那样，这并不表明有意图的动作永远不会以信号的形式率先演化，只是说明这些动作不会作为可靠信号的形式不确定地持续下去。实际上，下列两种情况中的一种必会发生。第一，很多种不同形式的威胁性炫耀行为会通过频率依赖的自然选择而维持下去。这是可能发生的，因为某个具体的信号越多地被用于诈骗，那么这个信号就越不具有效性；另一种可能的情况是，不同形式的威胁性炫耀行为会在演化的过程中相继出现，每一种信号都会经过整个有意图的动作序

列，从诚实的信号演变成诈骗的信号最后演变成无效的信号。如果这样的循环模式的演化是普遍存在的，那么我们就预期能够找到有亲缘关系物种的威胁性炫耀行为，如发出某种在竞争环境中并不会采用的警告信号。

三、议价、领地和交易

一个讨价还价情形的本质特征如下所述：当两个（或更多个）竞争者对一个可分的资源展开争夺时，每个竞争者都想得到比对手愿意给予数量更多的份额，但是相比谈判中断并继之以一场升级的战斗而言，两者更偏好于分享资源。在动物间领土的竞争犹如在该区域中对某个可分性资源进行讨价还价的谈判，并且经常的情况是，共享这一区域的行为总比冒险采取升级的战斗更能在适应度上提高两个竞争者的收益。我将首先讨论人类讨价还价情形的内在逻辑，然后建立一个有关领土行为的博弈模型。对于前一个话题，我大量地采用了 Reinhard Selten 的许多思想（1975，私人交流）。

在讨论人类在议价情形中的行为之前，必须说明关于这种竞争的本质的两个基本观点：第一，终止必须是可能的；第二，我们必须区分完全信息博弈和不完全信息博弈。

如果议价不可能终止，那么不能达到任何一个结局。这样我们假设有两个局中人 A 和 B 正在讨论 20 英镑如何在他们两人之间分配。每一个局中人一开始都会提出自己得 19 英镑而对方得 1 英镑的建议，但对手显然不会同意。如果不存在时间界限，并且持续谈判的成本为零，那么局中人没有理由改变自己的提议，因此，这样的争论是没有办法解决的。如果局中人都不准备改变自己的出价，那么就会出现议价终止的情况。如果议价终止的结果是没有一个局中人能够得到这 20 英镑或其中一部分，甚或是两者将陷入一场升级的争夺，那么参与者就有理由去改变那种极端不妥协的态度。

如果 A 和 B 对 20 英镑进行争执，并且两者都知道问题的关键所在，

这是一个完全信息的博弈。我们把这个例子与下文中假想的工资议价的例子进行比较。管理层偏好于不提高工资，但是宁愿提高 10%也不愿意看到罢工的出现，而工会则偏好于尽可能多的提高工资，但是提高 5%就愿意息事宁人而不再罢工。显然，双方都欢迎的解决方案处于 5%和 10%中的一点。但是，工会并不知道管理层的 10%的底线，并且管理层也不知道工会将满足于提高工资 5%。更进一步，工会如果立刻宣布它将满足于提高工资 5%，这将是不划算的，如果它那么去做，那就将是工会所得到的全部，但实际上工会希望得到更多。那么，我们就可以说这是一个不完全信息的博弈，参与竞争的每一方都知道一些对手不知道的信息。

下列的理由阐明了两者差别的重要性。在完全信息的博弈中，看上去 A 和 B 会同意以各得 10 英镑来解决竞争（在没有任何非对称的力量的情况下）。但是工会和管理层则不见得会在 7.5%处妥协，因为任何一方都没有必要的信息，并且任何一方都不会相信对手所说的话。因此，即使当一个双方都可接受的折中方案可能存在的时候，不完全信息的博弈也更可能以议价终止来结束。

在转入讨论生物学的问题之前，有一些东西可以加入到关于人在议价的情形下是如何行动的问题中来。这些观点部分地基于理论研究而部分地基于对实际行为的观察。不言而喻，预测的行为和观察到的行为不完全一致，但是存在足够的一致性的定性结论来证明下面的断言是正确的。

（1）参与议价博弈的参与人必须具有各种各样不同的可选信号的集合，一个只会说“提高 20%的工资，否则我们就罢工”的谈判代表是不可能达致最终协定的；

（2）当达成协议对双方局中人都有利可图时，议价终止的确会出现。各参与人对对手的处境无知程度越高，议价终止的情况就越有可能发生；

（3）一个在议价终止时损失较少的参与人更倾向于采取冒险的行为。

现在我将回到有关领土行为的演化问题上来。这里的讨论不可避免

地是基于理论的。虽然我们已经知道很多有关一旦领土已经建立的情况下动物的行为问题，但是对于那些领土在一开始是如何建立的问题却知之甚少。通过提出一些理论上的问题，我希望鼓励人们去做一些相关的观察。

一个使人满意的领土行为模型将是怎么样的呢？我认为它将具有以下性质：

（1）对动物个体在时间和空间中行为的描述是相对于其他对手的位置和行为而言的，并且在足够精确使之能够在计算机上编程模拟；

（2）在一个种群中，每一个具有上述行为程序的个体应该以一种恰当的方式在空间中排列，例如，每一个个体都应该拥有一块足够用来繁殖的区域，如果一开始在一个地区内出现了太多的个体，那么应该被其中的一些个体排斥在外；

（3）上述的行为程序应该是演化稳定的，可以防止似乎可能的突变行为的侵害。

在获得可用于检验的数据之前建立这样的一个模型将是不成熟的。但是，很清楚的是描述行为的计算机程序必将是微妙而复杂的。事实上，我写这一部分的主要动机在于强调问题的复杂性。

在这里我模拟的只是两个个体之间竞争的过程，而不是寻求一个完备的行为程序，并且这两个个体已经在一个一维的栖所中占据了它们拟定的领土上的“中心位置”（即筑巢地点）。首先，必须对不同大小领土价值根据适应度做出假设，这些假设都如图 32a 所示。

本质特征如下所述。如果领土的规模小于 d，那么占有者离开这块领土将是有利可图的，在这种情形中，适应度的期望值是 R（即在其他地方找到一块领土所带来的适应度）。在距离中心 d 以内的区域将被称之为“中心区域”。把领土的规模延展到 l 以上则不会带来更多的优势。在 d 和 l 之间，领土的价值有从 5 到 10 的线性增长。这些假设将转化为具体区域“重要性”的函数图像，如图 32b 所示。注意到这些假设来源于物种生态学，它们是领土行为演化中的约束条件，但是那种行为并不能改变它们。

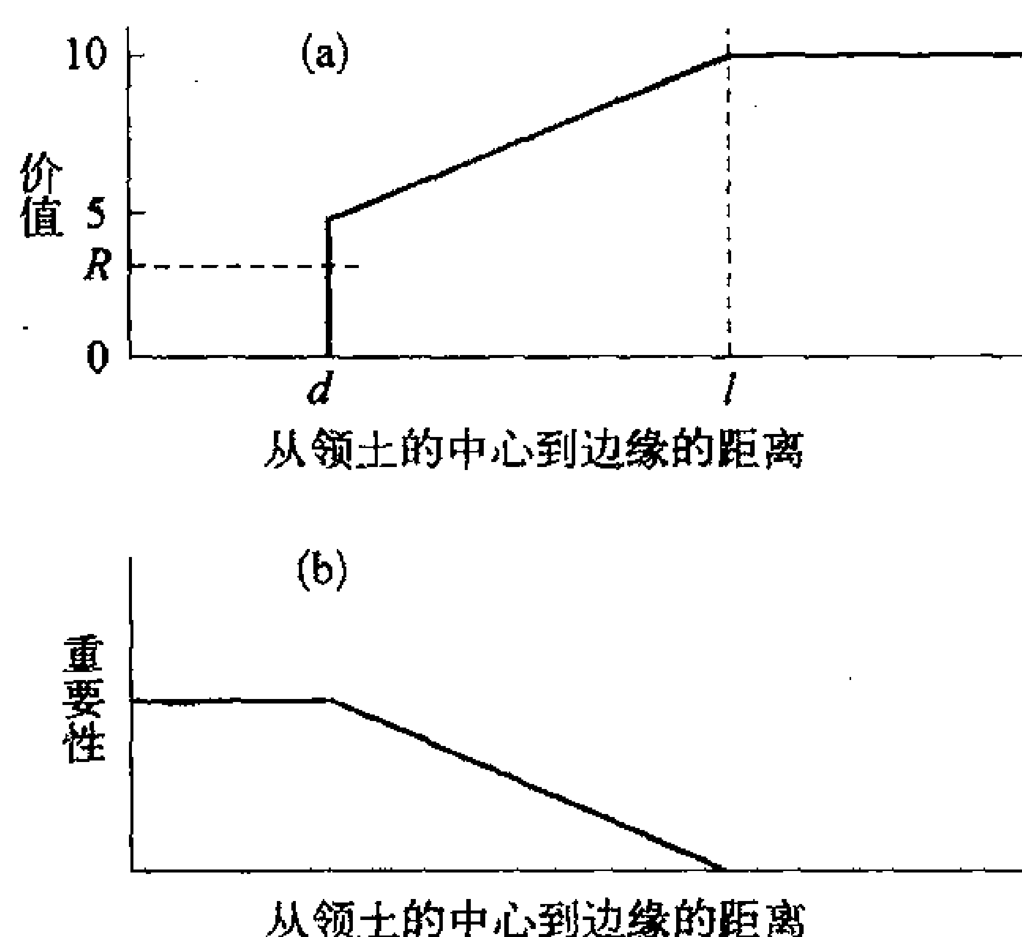


图 32 领土的价值。具体解释见正文。

个体能够以变化的强度实施炫耀的策略，从零到某个最大限度。如果两个对手在同一个地点以最大的强度采取炫耀的行为，这将被处理为交流的终止，然后个体将面临两种选择：

(1) 撤退到自己的中心区域的边缘，然后如果有必要的话采取升级的战斗；

(2) 不撤退，立刻采取升级的战斗。

如果两个对手都采取升级的战斗，两者需要承受的代价都是 C。并且每一个局中人都有相同的“获胜”机会。战斗的失败者必须撤退到距离胜利者中心位置 l 的地方，如果这意味着撤退进入失败者的中心区域，那么失败者必须完全地离开这个地方。

现在我将定义三个可行的策略：

(1) 鹰策略(Hawk)。到距离 l 的位置以最大的限度进行炫耀。如果必要的话，直接采取升级的战斗而不撤退；

(2) 诚实策略(Honest)。只在距离 d 之内像鹰策略一样行动，而在距离 d 和 l 之间以某种程度进行炫耀，这个程度对应于这个位置的重要性(如图 32b 所示)。如果对手发出更高强度的信号，则撤退；而如果对手显示的信号强度较低，则继续前进。

(3) 炫耀策略(Bluffer)。只在距离 d 之内像鹰策略一样行动,而在距离 d 和 l 之间以最大的强度进行炫耀。如果对手也以最大的强度进行炫耀,则撤退到自己中心区域的边缘。

也有可能存在其他的策略,但是上述三个策略已经足以解决我们现在的问题,我们的目标是证实对可变信号的诚实使用是否是演化稳定的。

结果表明 ESS 取决于两个中心位置的间距。考虑下列两个令人感兴趣的情形。情形 a 如图 33 所示,具有下列本质特征,如果有一个动物想要得到整个区域,那么另一个动物就必须离开。该博弈的回报矩阵如表 25 所示。需要解释的几点是:

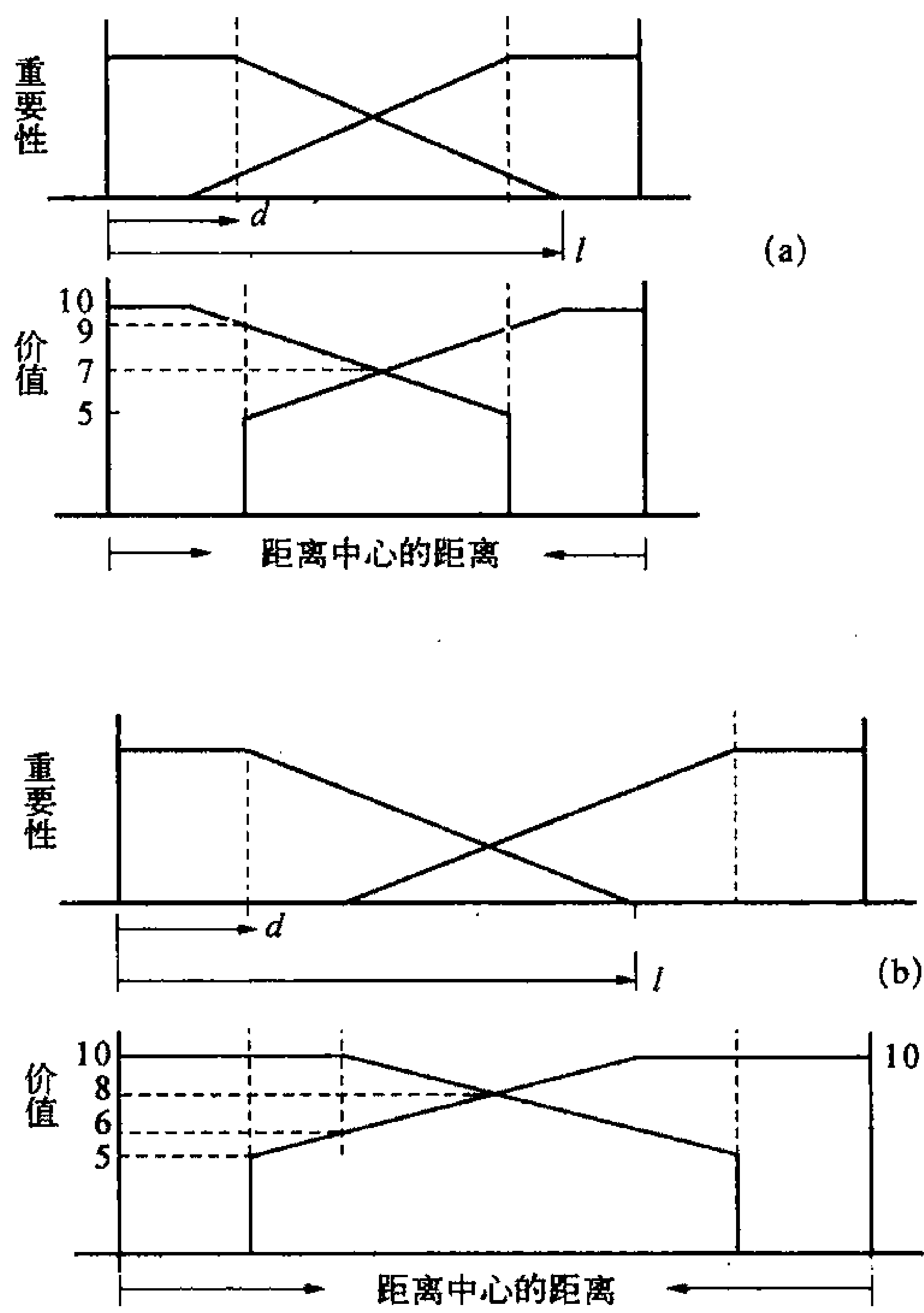


图 33 在两种中心位置间距不同的情形中一块领土的价值。

表 25 领土博弈(见图 33a)的支付矩阵

	鹰策略	炫耀策略	诚实策略
鹰策略	$\frac{1}{2}(10+R)-C$	$\frac{1}{2}(10+R)-C$	$\frac{1}{2}(10+R)-C$
炫耀策略	$\frac{1}{2}(10+R)-C$	7	5
诚实策略	$\frac{1}{2}(10+R)-C$	9	7

(1) 任何一个包含存鹰策略者的竞争一定会以升级的战斗而告终。两个竞争者最终都将损失 C,并且对两个竞争者而言,获得最大的领土(+10)和离开这块领土(+R)都具有相等的概率;

(2) 两个诚实策略者将会平分这块领土;

(3) 两个诈骗策略者一定不会采取升级的战斗,这是由于每一个竞争者只有在自己的中心区域之内才会采取升级的战斗。所以我假设它们会分享,并且至少在平均程度上具有相等的回报。但是我对这个假设并不感到满意,实质上,它假设的是如果两个对手都发现对方在说谎,那么它们就会回归到诚实的行为上来;

(4) 诚实策略者对阵诈骗策略者。当诈骗策略者进入诚实策略者的中心区域时,诈骗策略者就会暴露自己的身份。然后诈骗策略者就会撤退到自己中心区域的边缘,并且停留在那里。最本质的假设是,在这样的竞争中,如果诈骗策略者暴露了,那么诚实策略者就会比诈骗策略者得到更大的份额。至于大多少这是无关紧要的,但总是能够得出相同的结论。

我们可以通过实现 R 和 C 之间的一个必要的数量联系对回报矩阵进行简化。我们知道在中心区域边缘上采取升级战斗和离开的回报必须是相等的,这是因为采取升级的竞争去赢得一块距离小于 d 的领土是不值得的,并且如果存在赢得一块距离大于 d 的领土的可能性,那么选择离开也是不明智的。

因此,$\frac{1}{2}\times 5+\frac{1}{2}\times R-C=R$

即，$R=5-2C$

简化得到的博弈支付矩阵如表 26 所示。这样，假设升级战斗的成本不是很小，那么 ESS 就是诚实策略。升级的战斗不会出现，并且会给出分等级的诚实信号。

表 26 领土博弈(见图 33a)的回报矩阵，假设 $R=5-2C$。

	鹰策略	炫耀策略	诚实策略
鹰策略	$7.5-2C$	$7.5-2C$	$7.5-2C$
炫耀策略	$7.5-2C$	7	5
诚实策略	$7.5-2C$	9	7

令，$C=1$，

	鹰策略	炫耀策略	诚实策略
鹰策略	5.5	5.5	5.5
炫耀策略	5.5	7	5
诚实策略	5.5	9	7

现在我将考虑图 33b 所表示的情形，在这个情形中，即使有一只鸟占领了它想拥有的最大领土，另一只鸟仍然可以拥有大于 d 距离的领土。使用与前文相同的前提假设，博弈的回报矩阵如表 27 所示。现在，诚实策略将不再是 ESS 的一个组成部分。如果 $C<2$，则鹰策略将成为 ESS；如果 $C<2$，则一个由鹰策略和炫耀策略组成的混合策略将成为 ESS。

表 27 领土博弈(见图 33b)的支付矩阵

	鹰策略	炫耀策略	诚实策略
鹰策略	$8-C$	10	10
炫耀策略	6	8	10
诚实策略	6	6	8

总而言之，对于情形 a，诚实策略是博弈的 ESS，而对于情形 b，鹰策略或者鹰/炫耀混合策略是博弈的 ESS，我们已经默认了以下假设，即这是一个完全信息的博弈。也就是说，一个动物知道自己在参与何种类型的博弈，比如类型 a，或者更精确地知道所有的竞争场合都是类型 a 的，于是可以演化形成一种合适的行为。在实践中，博弈有可能是不完全信息的。如果某些竞争场合是某种类型，而另一些竞争场合是另一种类型，那么就可能出现下列两种可能的情形：

(1) 一个个体只知道其对手是如何行为的。这样的博弈是不完全信息的。博弈的 ESS 将取决于两种类型竞争出现的相对频率。然而，正如人类世界的不完全信息博弈一样，似乎当竞争者定下协议对双方已经都是有利可图时，升级的战斗也有时候会发生。

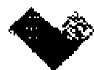
(2) 每一只鸟都是到对手的中心位置，并且在任何一个具体情形中，都知道所参与的竞争是何种类型。这看上去是不可能的，但是，如果这一点是正确的，那么每一场竞争都将是完全信息的博弈。所以有意思的是，虽然有时在类型 b 的竞争中升级的战斗的确会发生，但是当妥协的可能性仍存在时，一个个体是绝不可能被迫离开的。更有意思的是，在密度较小的种群中，动物的行为更具进攻性，这一点和我们的直觉是相违背的。理由是在类型 a 的竞争中，个体将损失的更多。因为在一场升级的战斗中失败意味着完全离开这块领土，而在类型 b 的竞争中，最多也只是得到一块较小的领土。

这是一个复杂的模型，读者可能感到甚为困惑。但是，一方面，我不能够给出一个更为简单但又能很好解释领土行为演化问题的模型，并且在另一方面，我已经做出了很多不现实的简单假设（例如，一个线性的栖所，领土的中心总是固定的）。那么一定会出现下列结论：

(1) 存在一些演化稳定的情形，在这些情形中，动物给出的分层度的信号诚实传递了有关一个区域对竞争者的价值。

(2) 竞争可以导致妥协的结局，但只有当谈判终止和升级战斗都有可能的情况下才会出现。

(3) 如果信息是不完全的，即使当妥协对竞争者双方更为有利时，升

级的战斗也可能发生。

我没有掌握有关领土行为的实际数据，否则就可以把前述模型变得更为现实。或许描述议价行为的最好案例是 Fischer (1980)描述的关于珊瑚礁鱼类中的黑色哈姆雷特鱼(Hypoplectus nigricans)的非常特别的"鱼卵交易"行为。这些鱼是雌雄同体并且体外受精的。鱼卵是浮游生物，所以不存在亲代抚育。这种鱼是自体受精的，但实际上自体受精的行为由于卵子和精子在不同的时间射出而受到阻碍。交配的行为成对发生，每条鱼都给伴侣产下的卵子授精。

这种鱼只在白天活动。繁殖只在日落前两小时内发生，在这段时间内，成对的鱼会共处一处并投身于"繁殖的回合"。大多数鱼在单个夜晚只参与一个这样的回合，但是少数鱼参与两个，甚至偶尔参与三个这样的回合。在一个回合中，繁殖的行为紧接着一种"头部发出声音"的特定的炫耀行为而发生，并且产卵的行为总是伴随着身体颤动这个特征。在与同一个伴侣的一个典型的回合中，一条鱼会进行 4 次到 12 次繁殖的行为，并且以相等的概率作为雄鱼和雌鱼的角色。在一个回合中，雄性和雌性的角色转变是相当有规律的。正是这个交替产卵的行为被称之为"鱼卵交易"。

为了理解所发生的一切，我们必须弄清楚一个雌雄同体的动物可能会出现的行为。如果卵子在资源的角度上比精子更昂贵，这是很有可能的(且已经在哈姆雷特鱼中得到验证)，那么，一个雌雄同体的动物可以通过对一些其他个体的卵子进行受精并同时保证自己的卵子受精来提高自己的适应度。这样我们假设在单个繁殖的回合中，其中一个伴侣先产下所有的卵子，然后再轮到另一个伴侣生产。那么此时，如果每一条鱼与新的伴侣配对并且对自己的卵子进行受精将是有利可图的，这位新来的伴侣将是博弈的失败者，因为它将不能得到可以受精的卵子。并且，由于哈姆雷特鱼不能够每天都产成熟的卵子，但是每天生产精子却很容易，所以当它们没有卵子的时候与其他鱼配对也是有利可图的。Fischer 认为鱼卵交易将一直演化直到防止这种欺骗行为的出现。假设鱼 A 在其第一次繁殖中只生产了很少的卵子，那么如果 A 的伴侣不以产卵进行回应，

那么 A 就会离开并寻找一个新的伴侣，同时仍然保持卵子的占有用于和新的伴侣进行交易。

存在一些证据来支持上述解释。首先，如果一条鱼首次产卵的行为得到其伴侣产卵行为的回应，那么这条鱼首次产卵和下一次产卵的时间间隔将越来越短；第二，在那些对方伴侣不产卵的回合中（相对比较罕见），鱼会产下较少批量的卵子；第三，在单个夜晚的时间中，与多于一条鱼进行配对的个体并不比只配对一次的个体更为成功（作为雄性或者雌性，以参与的繁殖行为的总数量来进行判断）。

这些事实与在任何时刻一条黑色哈姆雷特鱼率先占据雌性的角色以及与产卵行为先联系的有特征的颤动一起都和以下观点相一致，那就是鱼卵交易演化为一种防止被没有卵子可供生产的伴侣剥削的机制。但是我们不清楚这些鱼是否能够察觉它们的伴侣产卵的行为，如果它们不能的话，那么整个系统将是稳定的，并且不会受到只颤动不产卵的欺骗性突变异种的侵害。但是倘若在颤动和产卵两种行为之间存在某种必然的联系，至少在现实中看上去是存在的，那么一条鱼在没有卵子的情况下仍与其他鱼配对将得不到什么好处。

交配被限制在日落前的几个小时内发生的事实进一步使整个系统达到稳定。一条离开其伴侣的鱼可能没有足够的时间和第二个伴侣完成一个繁殖回合，因为一条鱼往往在配对开始后 20 分钟左右才开始产卵。

这个“鱼卵交易博弈”的确体现出了议价博弈的一些特点。这很可能是一个不完全信息的博弈，每一条鱼都知道自己是否有卵子可供交易，但是不知道其伴侣是否拥有卵子。一对伴侣有一个共同的利益，那就是完成一次繁殖的回合，但是对一条鱼来说，对伴侣不作出回应将带来潜在的优势。但是存在一个时间限制，即在黄昏之前必须完成谈判。演化形成的策略将是一个分级的策略，那就是卵子以较小的批量进行生产，而不是一下子都产完。

Hazlett (1978,1980)描述的有关寄居蟹中交易的行为是一个令人印象深刻的例子。有很好的证据证明空的贝壳对这些蟹而言是具有稀缺性的资源。一只寄居蟹可能发现找到的贝壳对自己来说或是太大或是太

小。一只在较小壳中生活的较大的蟹和一只在较大壳中生活的较小的蟹可以通过一次交易使双方都得到好处，并且这样的交易在现实中的确是存在的。一只蟹会通过轻敲或者摇动另一只蟹的壳来开始一场交易，这是这种物种独特的行为方式。非发起交易的那只蟹可能呆在壳里面不动，或者通过轻敲交易发起者的蟹螯作为回应信号，并且从其壳中退出，在后一种情况下，壳的交易就发生了。

如果在一次壳的交易中，非交易发起者得到的壳与其想要的大小差异更大了，那么在大多数这样的情况下没有交易会发生。不论是交易发起者的体型大小还是性别都不会影响交易发生的可能性，所以这似乎表明一次交易的实现要求互利性的存在，并且加以不会被发起者所强制执行。在很多不同的物种之间，倘若交易的发起者在所发出的信号中包括交易品适合于另一种物种的信息，那么不同物种的成员之间也会发生交易的行为。由于不同种类的蟹偏好于不同种类的壳，除了种内交易的互动之外，种间的交易也提供了互利的机会。

在这个例子中，没有一个特别的劣势会与一次失败的交易协定相联系。因此，在解释信息的交换时不会出现逻辑上的难点。对每一只蟹来说，获取关于交易是否对自己有利的信息必将是有利可图的。

四、承　诺

在一些动物的竞争中，个体会预先发出信号表明其意图。比如，在哈里斯麻雀这个物种中，毛色变深表示进攻性的增强(见第 83—84 页)。在发情期(一个具有攻击性的状态，在这个状态下成年的雄象周期性地走动)的非洲雄象会通过产生一种可见的有气味的分泌物以及小便来发出进攻的信号(Poole 和 Moss，1981)。这表明了一种人类竞争行为的类似物，那就是优先承诺将会带来竞争优势。我首先将讨论人类竞争中承诺行为的内在逻辑，Hirschleifer (1980)对这个问题作了更为详细的讨论。

首先，考虑上文讨论议价博弈中的承诺行为。假设 A 和 B 为分割 20 英镑而进行争论，但是 A 有优先出价的特权，并且也假定这个出价一旦

做出就不得更改。那么对他有利的出价是“我得到 19 英镑，你得到 1 英镑”。接着 B 可以选择接受 1 英镑或者拒绝，如果拒绝，那么谈判就会终止并且他什么都得不到。从逻辑上讲，B 应该接受这 1 英镑。因此，优先的承诺使得 A 得到 19 英镑而不是 10 英镑。在实践中，如果 A 能够少一点贪婪或许会更为有利，以防 B 由于自尊受损而拒绝其出价。

正如所料想的那样，在不完全信息的博弈中情况就不会那么简单。比如，在工资议价的博弈中，假设工会方面承诺——或许是通过成员投票的方式——采取罢工除非工资提升 10%。此时管理层不得不同意，并且工会得到了可能的最大限度的工资提升。当然，障碍是只有管理层知道 10%是其上限。如果工会计算错误而承诺不提升 15%就罢工的话，那么就很可能会出现一次罢工，虽然工会实际上是偏好于解决争夺。

同样的思想可以被运用于鹰鸽博弈中，并且也可以运用在经典的囚徒困境博弈中（见附录十一），如表 28 所示。后者是一个对称的博弈，在这个博弈中，无论其对手如何行动，每个局中人采取背叛的态度总是有利可图的，所以博弈的 ESS 就是采取背叛策略，但是实际上如果局中人进行合作，两者的处境都会变好。我们假设其中一个局中人 A 具有承诺采取某种行动的特权，而另一个局中人 B 将根据 A 的选择来作出最好的决定。博弈的结果如表 29 所示。

表 28 囚徒困境

	背叛	合作
背叛	0（左下） 0（右上）	2（左下） −1（右上）
合作	−1（左下） 2（右上）	1（左下） 1（右上）

在鹰鸽博弈中，对 A 来说最好的策略便是“无论你怎么选择，我都会选择鹰策略”，B 可以做出的最佳反应就是选择鸽策略。在囚徒困境中，局中人 A 承诺采取背叛的策略是无利可图的，因为此时局中人 B 也会选择背

叛策略，这样 A 得到的回报就是 0。A 应该说“如果你合作，我也合作；如果你背叛，我也背叛”，那样 B 就会选择合作，并且 A 得到的回报就是 1。

表 29　鹰鸽博弈和囚徒困境中的承诺行为

A \ B	鹰策略	鸽策略
鹰策略	-1, -1	2, 0
鸽策略	0, 2	1, 1
承诺	—	2, 0

A \ B	背叛	合作
背叛	0, 0	2, -1
合作	-1, 2	1, 1
承诺	—	1, 1

需要强调的两点是：

（1）在这些例子中，承诺的行为要求有一个优先的非对称性。即有一个竞争者处于某种特权的地位。如果两个竞争者都要得到 19 英镑，或者两者都承诺选择鹰策略，那将是没有用的。

（2）承诺的行为必须被公开宣告，并且一经宣告就不得取消。但是，在鹰鸽博弈和囚徒困境两者之间存在一个显著的差异。在前者中，A 承诺选择鹰策略，一旦 B 选择了鸽策略，A 不会违背它的诺言，因为对鸽策略的最佳反应就是鹰策略；然而在囚徒困境中，A 所做出的承诺实际上取决于 B 的选择，一旦 B 选择了合作，那么如果 A 转而选择背叛将是有利可图的，但是由于他事先做了承诺便阻止了他这样的行为。

一个人可能会由于种种原因而忽略自己的直接利益并诚实守信。或许由于荣誉感，或者一些诸如法律等第三方的因素，甚或是考虑到自己的声誉使他感到有很多的约束。只有这些理由中的最后一个才在动物世界中存在相类似的现象，稍后将回到这一点上来。

由于承诺要求有一个优先的非对称性存在，刚刚所讨论的案例似乎对理解非洲象和哈里斯麻雀的行为没有什么帮助。在承诺行为和在鹰鸽

博弈(第 22 页)中所有者策略之间存在某种程度的相似性。一个所有者策略可以被看成是一个个体在遗传上承诺当其是所有者的时候采取鹰策略。此时公开的声明是不需要的,因为所有者身份本身就相当于一个声明。但是,我们必须区分鹰鸽博弈和囚徒困境,所有者策略只是前者的一个解。

这样,我们来考虑非对称的囚徒困境。一个局中人 A 可以做出一个轻松的承诺。如果存在违背承诺的可能性,那么策略"如果对手选择合作,则 A 许诺也采取合作;如果对手背叛,则他也背叛"并不是一个 ESS。一个约束 A 去做某事的承诺如果有违 A 在短期的利益那将是不稳定的,除非这个承诺可以强制执行。在人类世界中,可以通过声誉的约束来强制执行。违背诺言将是无利可图的,因为下一次人们就会不再信任你。这种情况在动物世界中的对应物则是 Triver (1971)提出的互惠利他主义(reciprocal altruism)。这样我们假设一个个体与同样的对手重复进行囚徒困境的博弈。一个互惠利他主义者一开始便采取"合作",并且在后继的博弈中,对采取合作的对手继续采取合作的策略,而对于采取背叛的对手采取背叛的策略。如果我们假设存在很长的一个博弈序列,那么第一次博弈的回报相对于总回报来说是微不足道的一个部分,我们得到博弈的支付矩阵,如表 30 所示。互惠利他主义者策略将是这个博弈的唯一 ESS。我将在下一章中再回到重复的囚徒困境中来。

表 30　重复囚徒困境的支付矩阵

	背叛	合作	互惠利他
背叛	0	2	0
合作	−1	1	1
互惠利他	0	1	1

非洲象和哈里斯麻雀两个具有启发性的例子可以被合理地解释为鹰鸽博弈的情形,并且在这些情形中,种群形成了一个混合的 ESS。在哈里斯麻雀的例子中,有一些个体总是鹰策略者而另一些个体总是鸽策略者

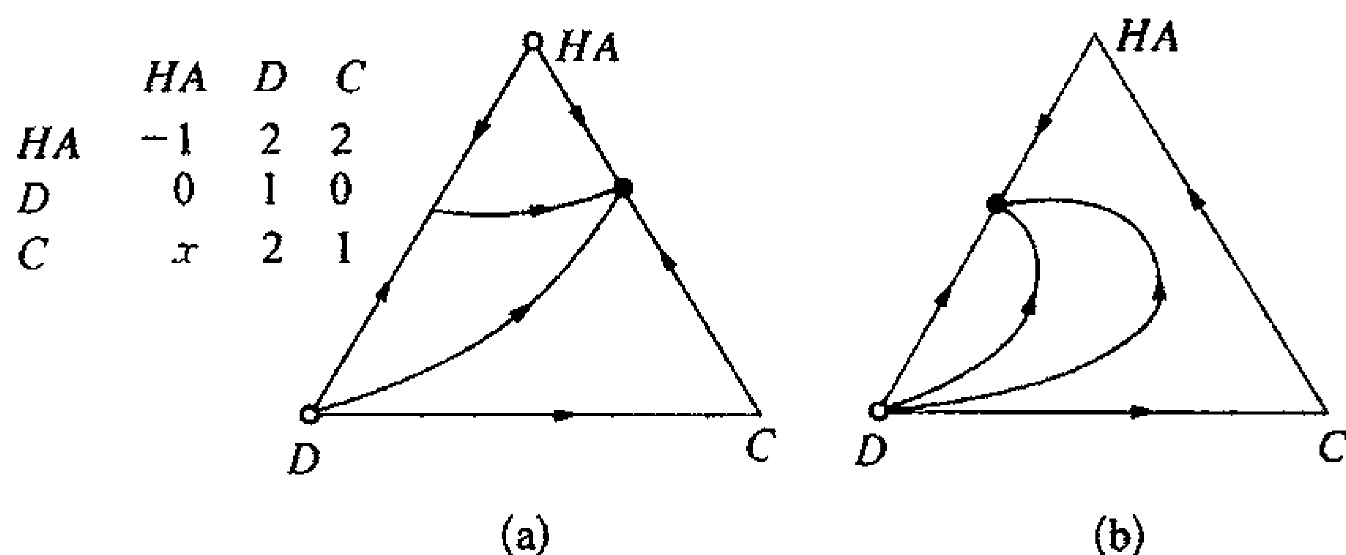
(至少在一个季度内保持不变),而在非洲象的例子中,同样一个个体可以从一个策略转换到另一个策略。现在的问题是解释为什么鹰策略者会声明它们是鹰策略者? 如果大家相信这样的声明,那么它将会节省时间和能量,这样问题就变为解释为什么欺诈的行为没有传播开来。

为了回答这个问题,考虑在图 34 中所表示的博弈。其中存在三个纯策略:

(1) HA,鹰策略声明者。总是选择鹰策略,并且声明它一定这样做;

(2) D,鸽策略者。总是选择鸽策略;

(3) C,诈骗者。它声明它将采取鹰策略,但当对手采取升级的战斗时,它就撤退。



	HA	*D*	*C*
HA	−1	2	2
D	0	1	0
C	x	2	1

图 34 鹰策略声明者—鸽策略者—诈骗者博弈。(a) $x>-1$;(b) $x<-1$.

在给出博弈的支付矩阵时,假设诈骗者总能够吓跑鸽策略者,并且假设两个诈骗者能够平分所竞争的资源(或者有相同的机会得到它)。关键的问题是诈骗者使如何面对鹰策略者的。这里存在两种可能性:

(1) 情形 a。诈骗者的确会避免与鹰策略者进行升级的战斗。博弈的 ESS 将是 HA 和 C 的混合策略。那就是说,无论是否是真实的,种群的所有成员都声称它们是鹰策略者。声明是没有意义的,并且我们回到了通常的恶性循环:声明→欺诈→忽略声明→不需要在声明上费劲。

(2) 情形 b。诈骗者面对一个又一个鹰策略者时会越来越不走运。博弈的 ESS 将是 HA 和 D 的混合策略。声明将是诚实的,并且种群不会给诈骗者所侵害。

如果我们能够根据情形 b,来解释哈里斯麻雀、发情期的雄象以及另外具有明显声明现象的例子那将是令人满意的。最核心的特征是一个不诚实的进攻性声明相比真实的进攻是无利可图的。Rohwer 对哈里斯麻雀研究的结果(第 83—84 页)支持了这个观点。一个被涂成黑色的处于从属地位的麻雀会被真正黑色的麻雀赶走,推测起来,这大概是因为一只黑色的麻雀不愿意与其他个体分享剥削白色麻雀的机会。

非洲象的例子是令人费解的。这种博弈也可能存在一个混合的 ESS:只要发情是比较罕见的状态,那么一只在发情期的雄象不大可能碰到另一只处于同种状态下的雄象,于是获得了更多交配的好处而并不需要去承担一个太高的升级战斗的风险。困难之处在于如何解释为什么说谎没有广泛地传播。正确的解释很可能是令人厌烦的,那就是不可能把一个动物发情期产生的进攻性行为的结果从那种状态下公开的信号中区分出来。

总而言之,在人类世界中作为策略的承诺行为和在动物世界中存在一个预先表示的具体行为的情形之间没有一个贴切的类似物。人类博弈的例子需要一个优先的非对称性,于是只有一个竞争者处于承诺的位置。所以,相类似的事物是非对称的动物竞争。作为囚徒困境的一个例子,承诺必须具有约束力,能够使个体去做有违于其短期利益的事情。这表明存在第三方因素使得承诺可以被强制执行,但这一点在动物中没有类比性,如果竞争不是相互孤立的事件,于是获得诚实守信的声誉是值得的,在这种情形下,互惠的利他主义正是动物中的类似物。在动物中,具有“声明”的明显例子或是取决于一些特殊的环境,在这些环境中,说谎将无利可图,或是取决于某个生理上的约束,这个约束使说谎不可能存在。

第十三章 合作的演化

动物之间合作的演化问题，无论是种内的还是种间的，都是达尔文主义者必须面对的重要问题。达尔文自己也意识到这一点。他认为动物的社会行为，正如群居型昆虫所表现的那样，可以用家庭选择来解释。他也注意到如果可以找到一种物种生存的某种特性完全是为了保证另一种物种的生存，那么他的理论可以被证明是错误的。含蓄地说，物种间互惠共生的现象必须通过实施合作行为的个体获得的间接受益来解释。

尽管存在这些本质上正确的理解，但是在《物种起源》发表的 100 年之后，对引起合作行为演化的自然选择力的分析依然停滞不前。对许多生物学家而言，可以找到一个有利于物种生存，甚或是有利于生态系统生存的遗传特征已经足够令他满意了。从 J. B. S. Haldane 和 R. A. Fisher 的著述中我们可以很清楚地看到他们对这一点有更深的认识。然而，Hamilton (1964)转向了对在社会行为中亲属关系的重要性的研究，这具有决定性意义。或许不可避免的是，综合适应度这一优雅的思想以及社会性群体成员之间遗传关系的流行会导致注意力从其他自然选择力量上转移开，并且特别会忽视互惠共生效应，那就是说，会忽视两个(或更多的)个体会因为合作对双方都有好处而采取合作的行为这个事实。但是，互惠共生效应并没有被学

者所忽视(例如,Michener,1974; West-Eberhard,1975),并且 Trivers (1971)指出延迟的相互报答行为的可能性。

今天,我们很明显地看到社会性行为的演化问题不但包含了动物亲属之间的互动行为还包含了合作的个体间相互的利益。在这一章中,我想从另一个角度来处理这个问题,尽管得到的结论将是相似的。我将从描述 Axelrod (1981)关于在囚徒困境博弈中的合作演化问题的著作开始。然后,沿着 Axelrod 和 Hamilton (1981)的思路,讨论 Axelrod 的想法可能和动物的演化行为是相关的。最后,再回到人类合作行为的问题上来,并且讨论演化博弈论和文化演化之间可能的相关性。

囚徒困境是一个对称的两人博弈,在这个博弈中,可选择的策略是"合作"和"背叛"。博弈的支付矩阵如表 28 所示,见第 169 页。注意到如果局中人 B 选择合作,那么局中人 A 选择背叛将是有利可图的,并且如果局中人 B 选择背叛,那么局中人 A 还是应该选择背叛。那就是说,无论局中人 B 采取什么样的策略,局中人 A 选择背叛总是有利可图的。类似地,无论局中人 A 采取什么样的策略,局中人 B 也都会选择背叛。然而,如果他们都选择背叛,那么相比两者合作的情形将要更糟糕,这就是悖论之所在。

在一个演化的情形中考虑,如果每一个参与者都只和对手进行一次博弈,那么唯一的 ESS 就是背叛策略。合作的行为不可能演化得到。然而,一个参与者如果与同样的对手进行重复的博弈,那么情况就会不同。Axelrod 研究的便是这一种情形。他邀请许多人通过计算机程序与同一个对手重复进行囚徒困境的博弈,接着他在递交的程序结果中进行一场锦标赛,每一个程序的结果都进行了 200 次囚徒困境的博弈,然后程序的结果将根据累计的总回报进行排序(应该注意的是,这并不是根据在个体间的竞赛中对手失败的次数来排序的)。取得胜利的那个程序结果是由 Anatol Rapoport 递交的,所采取的策略也是最简单的。那就是"以牙还牙(TIT FOR TAT)"。在第一步行动中采取合作策略,但在后继的所有行动中,都选择对手前一步所采取过的策略。

他把这个锦标赛的结果公之于众,并且要求人们进行第二次锦标赛

并递交结果。这一次锦标赛除了每个人博弈的次数不是正好 200 次之外，在形式上与第一次是完全相同的，每人博弈的次数是随机的，但以 200 次为其中位数值。这样就解决了对最后一场博弈可能有特殊行为规则的难题。“以牙还牙”的策略者再度获胜。进一步的计算机分析表明如果接连进行一系列的博弈锦标赛，如果程序运行良好则其代表性不断增加，那么“以牙还牙”的策略安排最终将取代其他所有策略。那就是说，对于递交的博弈程序结果，“以牙还牙”策略是一个 ESS。

是什么性质使得“以牙还牙”成为博弈的 ESS 的呢？Axelrod 认为一个成功的策略必具备“优美性”、“惩罚性”和“宽容性”。一个令人愉快的策略安排从不首先选择背叛。在两个采取正派策略的对手之间的博弈中，两个对手都能取得很好的成绩。一个惩罚性的策略是对对手采取的背叛行为立刻也以背叛行为做出回应。一个不以这种方式立刻回应对手的策略安排会鼓励对手背叛自己。一个宽容性的策略是这样一个策略，当对手采取合作策略时，自己也迅速地回到合作的状态下。采取不具宽容性的策略很有可能陷入一场双方都采取背叛的拖延的博弈中。

Axelrod 之后证明了“以牙还牙”策略是稳定的，能够防止任何其他可能策略的侵害，倘若面对每一个对手博弈的序列足够长时。他的证明被总结在附录十一中。但是，“以牙还牙”策略并不是唯一的 ESS，因为“总是背叛”也是一个 ESS。对策略 TFT(以牙还牙)和策略 D(总是背叛)进行比较表明前者更具吸引力。这样我们假设个体主要是与其邻居进行博弈，并且总是存在一类具有相似策略的个体聚合。于是我们就可以得到 TFT 策略，即使当其非常罕见时，也能够侵害 D 策略，这是因为 TFT 策略者与采取同样策略的邻居博弈时会取得更高的回报，聚类效应并不会使 D 策略侵害 TFT 策略。这就阐释了下列事实：一个遗传特性最初的扩展经常需要亲缘选择，一旦这个特性得到普及，那么它就可以只通过互惠效应维持下去。

上述这些结果为合作行为的演化提供了一个模型。一眼看去，似乎这个模型只和比较高等的动物相关，这样的动物才能将其面对的各种对手分辨开来。如果这样的判断能力不存在，一个遇到采取背叛策略的对

手的局中人会在与他人的博弈中也采取背叛的态度,并且博弈的结果马上变成都采取背叛策略。然而,Axelrod 和 Hamılton (1981)指出,如果每一个对手在其一生中只面对一个对手,那么这个模型仍然可以应用。如果满足这一附带条件,那么“以牙还牙”策略在完全没有鉴别力的生物群体中演化为一个可行的策略。他们还指出,这个模型也可以用于不同物种成员之间的互动行为。

如果种内或种间的合作行为是通过这种途径演化得到,那么必须具备三个条件:

(1) 在同一对对手之间(或者,可能是两个无性生殖的有机物或者两个同系交配的群体之间)必须具有重复的互动行为;

(2) 每一个局中人必须对对手的背叛采取报复的行为;

(3) 个体识别(individual recongnition)必须是可能的,或者与一个个体进行博弈的潜在对手数量必须很小,最好只有一个。

Axelrod 和 Hamilton 从这个角度出发讨论了许多不同的合作及其破裂的例子。首先,互利主义的很多例子包含了在一个物种中的一个成员和另一个物种中的一个成员之间的互动行为,比如海葵和寄居蟹之间的博弈,树和菌根真菌之间的博弈。有时候,由于互动行为发生于一个特定的地点,这个约束有效地限制了参与博弈的对手数量,比如 Triver (1971)讨论的关于清道鱼(cleaning fish)的例子。

D. S. Wılson(1980,数学上的推导可见 Slatkin 和 Wilson,1979)使用“间接效应”这个术语讨论了在两个同系交配的群体之间,而不是在两个个体之间,演化导致合作行为的可能性。虽然他没有明确地涉及同系交配问题,但是很显然他所思考的机制要求在代际之间具有很高的群体粘性。举例来说,Axelrod 和 Hamilton 指出蚂蚁群体具有很多共生现象,而在以较频繁地在不同的地点之间移动的蜜蜂中,具有很多寄生虫,但是没有已知的共生现象。

在较高等的生物体中,合作的行为可能取决于个体识别。或许最清晰的例子是 Packer (1977b)在缺乏任何已知的互动行为间遗传关系的情况下,对成对的雄性橄榄狒狒之间互惠利他主义的实证研究。正如在本

书上 171—172 页讨论的那样，可以很容易地把这种类型的互惠利他主义建成一个博弈的模型，并且以“以牙还牙”策略为其 ESS。

将这些思想应用到狒狒的行为中去，当然更不必说应用于人类的行为，就会产生关于作为演化过程基础的“世袭”机制的本质——遗传的或是文化的——的问题。这样，合作行为是一个稳定的结果这个结论必须建立在个体在某种意义上能够成功地把更多的个性传递给其“后裔”而不是他人这个假设之上。下列三种“世袭”机制是可能的：

(1) 遗传。假设采取不同策略的个体间的差异至少有一部分是遗传的：即是由于从其发育而来的受精卵之间的差异导致的。我认为，重要的是诸如“遗传决定”或者“先天的”这样的术语应该在严格的意义下使用。在生物社会学的讨论中绝不会总是这样的情况。举例说来，E. O. Wilson (1978) 在写关于进攻性行为的一章时是这样开始的：“人类天生具有进攻性吗？这是一个在大学学术讨论会和鸡尾酒派对的交谈中令人感兴趣的话题，并且是一个能够激起各种政治意识形态情绪的问题。问题的答案是肯定的”。而在阅读这章余下的内容时，结果发现 Wilson 所辩护的唯一性质乃是人类在某些时候是具有进攻性的。

在 Parker 讨论的狒狒的例子中，似乎互惠的利他行为不仅仅是通过对遗传差异的选择行为来维持的。某种程度的模仿，或许还有洞察力学习(insight learning，即对不作出互惠行为的成本计算)，都有可能包含在内。在人类中，这样的过程有可能占据主导的地位。不过，遗传演化可能会使狒狒和人类比其他物种更乐意去学习某些东西。

(2) 学习。在第五章中，已经表明一个一般性的学习法则，其并不是任何具体的博弈所特有的，能够在一个世代的时间里把种群引致 ESS 状态。但是这样的一个学习法则在这里派不上什么用处。所讨论过的学习规则的类型具有一个可选择的“行为”的集合作为起点。在一个重复的囚徒困境博弈情境中，这就要求一个个体应以一个可选择的“行为”的集合作为起点，在这个集合中包含了“以牙还牙”策略，在不同场合与采取不同策略的对手进行了一系列长时间的博弈，并且他将逐渐根据博弈结局来调整选择不同策略的频率。一个个体一生的时间对于这样一个非效率的

学习过程可能不是足够长的。

对于人类而言，我们可以考虑关于洞察力学习另一种可能性。一个人可以设想一系列的博弈，并在博弈中采取不同的策略，从而计算出"以牙还牙"策略是最优的。这似乎也是难以置信的，参与 Axelrod 的博弈锦标赛的科学家们显然不能够完成这样的计算任务。

然而，一旦"以牙还牙"的行为建立起来，那么学习对于维持这种局面显得尤为重要。如果几乎每一个个体都采取"以牙还牙"的策略，那么一个采取任何其他策略的个体都将是无利可图的。这一点可以通过试验学习很快得到，无论是通过头脑的想象还是实践的经验。

(3) 文化遗传。考虑一个过于简化的模型，其中个体的行为是通过学习或者模仿他人而取得的，并且他们总是更倾向于从成功的良师益友中复制行为。这样一个文化遗传的过程将导致行为模式的传播，包括满足演化稳定性判断标准的合作行为。Feldman 和 Cavallı-Sforza (1976) 以及 Lumsden 和 Wilson (1981)极为深入地分析了这样的一个文化遗传过程以及它们与基因遗传过程的互动情况。这里我唯一的目的是提出这样一个问题：在导致演化稳定状态的意义下，哪种类型的文化遗传在形式上与无性遗传相类似。

实际上，我更感兴趣的是提出上述问题而非将其解决。博弈论的思想起源于社会学。追本溯源，所发展的解的概念是基于理性计算的思想。演化生物学家借用了这种思想，他们基于在种群中运作的自然选择和遗传现象引入了一个新的解的概念。如果现在把演化稳定性的思想再次引入到社会学中，那么至关紧要的是，只有当一个适合的文化遗传机制存在的时候这个任务才能得以完成。

有可能的是，文化的过程将会经常模仿遗传的过程，但是对不同类型的文化演化中存在的差异需要进行区别。首先，考虑这样一个情形，其中所有的孩子都通过模仿获得其母亲的一些特性，并且母亲将她们自己获得的特性传递下去。在这样的特性演化的过程中，"适应度"将通过母亲的达尔文适应度来衡量，那些特性会不断增加，并且能够帮助它们的拥有者生存以及生产更多的子女。在相反的极端状态下，假设每一个子女通



过模仿某个导师(mentor)来获得某种特性,这个导师并非其父母,但是通过一些标准他们被认为是"成功的"。以此来衡量,则一些保证成功的特性将不断增多。由于成功的判断标准本身在一定程度上是文化决定的,这包含了一个更为复杂但或许更为现实的过程。

到目前为止,似乎行为的特征都是个体的属性,而且似乎个体获得一种行为就会实行终身,但是这些都不是真实的。个体很可能改变他们的行为,并且横向的传递和纵向的传递都有可能发生。一些习俗和惯例可能是机构——企业、学校和政府等的属性,并且至少有些这样的机构的发展是受这些惯例决定的。

总而言之,至少存在一种博弈,人可以参与,但似乎超越了动物的能力。这就是"社会契约"博弈。这样,假设某种行为模式——比如盗窃——看上去是令人不快的。一群能够用符号进行交流的个体可以达成不偷盗的协议,并且对任何一个在群体中的确具有偷盗行为的个体实施惩罚。那样,依靠群体自身还不足以保证稳定性,因为执行惩罚的成本很可能是高昂的,因此个体只是有兴趣接受契约带来的好处,但不愿意接受执行契约带来的成本。稳定性要求一个拒绝参与执行契约的个体应该被看成是对契约的破坏,也应该接受惩罚。到后一阶段,契约的执行被委托给一个子群体,这个子群体通过执行契约而受到奖赏。

第十四章 后 记

为了总结全文，我将试图说明演化博弈论的起源、现状以及未来可能的发展方向。

从起源上看，ESS 的概念是高度多源性的。对于我来说，ESS 的概念来自于我尝试对 Georgr Price 博士晚近关于动物竞争的一些思想进行规范化的研究中，因此有了“策略”这一术语以及一个基于成对竞争的博弈模型。变异的行为可以由频率依赖的自然选择进行解释，这个思想是由 Gadgil (1972)独立提出的，并且 Parker (1970a)根据适应度均等化的思想解释了粪蝇的行为。在对性别比演化的研究中，也出现了非常相似的思想。最初的概念是由 Fisher (1930)提出的。Shaw 和 Mohler (1953)通过生育儿子或女儿回报均等化的方法寻找到一个均衡，并且 MacArthur (1965)使用与本书非常相似的技术找到了稳定的性别比。Hamilton (1967)处理了在一个结构化的种群中性别比的问题，并且明确地运用了博弈论的观点，他的“无敌策略(unbeatable strategy)”在本质上和 ESS 是等价的。Fretwell 和 Lucas (1970)在他们对动物传播(animal dispersal)的研究中，使用了在均衡状态下适应度必须相等的事实从而导出了一个理想的自由分布的概念。在更近的研究中，非常明显的是，Trivers (1971)关于互惠利他主义的思想可以最好地理解

为相同的两个对手进行重复博弈的 ESS。并且 Axelrod 和 Hamilton (1981)通过把演化的概念应用于囚徒困境中,在联合经典博弈论和演化博弈论上又推进了一步。

逐渐地我们开始赞叹这些各不相同的思路已经收敛到同一条路经,并且意识到博弈论的思想在演化生物学的研究中可以大范围地应用,这的确是令人兴奋不已。但是这种多元的起点也导致了一些混淆。其中,最重要的几点如下所述:

(1) 无法分清以下两种种群,第一个种群中,其成员在遗传上相同并且采取混合 ESS;第二个种群处于演化稳定的遗传多态。

(2) 无法分清以下两种情形,在第一种情形中,每一个个体参与一次或多次的成对竞争,并且最终满足不可侵犯性的条件(2. 4a,b);在第二种情况中,一个个体的适应度取决于整个群体的某个特性,并且最终满足条件(2. 9)。

在这本书中,尝试着澄清其中一部分混淆。我所采取的方式是根据演化稳定策略的不可侵犯性来定义博弈的 ESS(见第 10 页),并且把条件(2. 4a,b)和条件(2. 9)处理为一个判断特定模型不可侵犯性的标准。我想未来的大多数应用可能是“全面树敌的博弈(games against the field)”(第 24 页),因此 Hammerstein 提出的条件(2. 9)将比条件(2. 4a,b)具有更广的应用范围。

现在,我将一次讨论下述的几个问题:

(1) 博弈论的应用领域,它的局限性,以及一些被证明为难以处理的特殊问题;

(2) 运用博弈论思想很可能会带来富有成效的生物学研究领域;

(3) 在演化博弈论中的理论问题;

(4) 博弈论和种群遗传学之间的关系。

正如本书开篇所言,演化博弈论是当适应度是频率依赖的时候,一种思考表现型演化问题的方法。在分析遗传变异性产生的原因时则显得无所作为。通常,在应用这个方法时遇到的主要困难在于确定一个合适的“表现型集合”(这等价于确定“发育约束”或者选定“取舍函数(trade-off

function)")。显然,在不清楚有哪些可能的表现型时,我们不可能确定哪一个是最优的表现型。理想地说,我们可以通过研究在一段较长的时间跨度内,在较高强度的自然选择下种内变异性的范围来发现表现型的集合。在实践中,我们经常不得不依赖于对种内与种间的变异性研究和常识两者的混合来作出判断。在应用最优化理论时也会出现同样的困难(在适应度不依赖于频率的时候,最优化理论是博弈理论的合适替代)。如果我们想要理解具体的适应性行为,那么这将是无法避免的。

对于看似合理的(plausible)表现型集合这个问题,值得指出的一点是,在寻找 ESS 或者寻找一个最优的策略的过程中,经常要求完成一系列艰深的数学推导。但是,如果假设动物本身能够完成这些复杂的运算,这将是天真幼稚的。很有可能的是,它们遵循着一种相对简单的算法规则,这种算法恰巧对其他同样简单的算法来说是稳定的。于是,一个值得问的问题是:在具体的情形中,遵循的具体经验法则是哪一个。实际上,那就是 Harley (1981)在设计他的"相对回报总和(relative payoff sum, RPD)"时(第 61 页)所做的工作。虽然,值得强调的是,他并不是通过分析动物实际上是如何学习的来推导 RPS 法则,而是通过寻找一个能够与理论上的"ES 学习规则"相近似的法则来得到结论。这种方法的精神在于理论上的工作(通过最优化理论或者博弈论,只要合适)可以得到一个理想解,而这个解有可能反过来暗示一种能接近这个解的切实可行的机制。这是 McFarland (1974)在其最优化理论中给出的一点。

迄今为止,出现了两种以表现型演化为核心问题的情形,并且还证明演化博弈论在其中难以应用:这些情况是亲属间的竞争(即亲子竞争,兄弟姐妹间的竞争)以及性别选择问题。在后一种情形中,因为雌性个体的表现型(即雌性个体的偏好)不是它自己选择的,并且只会由于在决定雌性偏好的基因和决定雄性特征的基因之间的联系非均衡才会导致其在频率上发生变化,所以就产生了上述困难。这是一个相当特殊但又令人着迷的情形,并且我很少见到将其置于博弈论分析框架之下的努力。

在亲属之间的博弈会产生一个更为重要的难点,因为许多种内竞争,无论是在动物之间还是植物之间,都是在具有亲缘关系的个体中展开的。

最自然的方法是写出一个"推导而得到的综合适应度矩阵",正如附录六所示,并且进一步寻找那个矩阵的 ESS。我并不认为这种方法会在实践中会导致极端荒谬的结论,但是也不能保证它会给出正确的解答。这个问题需要进一步的研究工作。

然而,一般而言,假如竞争者在相互之间没有关联,那么有性生殖和二倍体遗传的引入就不会有多大差异。这样,如果我们在无性遗传的假设之下找到了一个 ESS,并且倘若作为结果的表现型可以由一个遗传合子来进行生产,那么,这个稳定策略正如在一个无性生殖的种群中一样,在有性生殖的种群中也能够抵抗侵害。

现在我将转到三个生物学领域之中,在这三个领域中博弈论的应用是富有成效的。

(1) 动物行为,特别是竞争行为。本书大多数的例子都是来源于这个领域,所以我只想说明两点:第一点是,正如第六章所讨论的那样,我们需要对造成变异行为的遗传机制以及(或者)发育机制进行分析;第二点是,我们还远未能很好地理解在竞争过程中信息传递的重要性。我猜测对领土边界是如何确立的研究将帮助我们扫清这些困难。

(2) 性别比和性别配置。我很少涉及这些主题,因为 Charnov (1981)对这些问题有详尽的分析。但是,有一个一般性的观点值得强调。诸如由一个亲代生产的雄性和雌性后裔的比例、在一个雌雄同体生物体中资源的分配以及性反转的年龄等表现型特征都与有性生殖的过程相关,但是事实证明在这一点上运用博弈论是没有障碍的。

(3) 生长和生存史策略。一株植物最优的生长形态取决于其附近植物的行为。靠自己生长的一株植物不会由于拥有结实的木质躯干而在种子或花粉生产中取得好处。树叶可能是为了遮蔽并驱逐竞争者以及争取光合作用而得到自然的选择。换句话说,植物生长的功能分析是一个博弈论的问题,而不是一个最优化的问题。这一点对于无固着生物体来说则并非明显正确。但是正如第十一章所讨论的那样,动物的生存史策略可能也必须通过博弈的角度来分析。除了 Mirmirani 和 Oster (1978)以及 T. J. Givnish 的一篇未发表的手稿,这个领域的研究还没有很大的

进展。

转向研究理论问题需要进行调查研究，我们要分辨那些在实践应用中产生和前人理论研究中产生的问题。在前一种类型中，有一个特别的问题引起了我的注意，那是在和 Susan Riechert 博士讨论有关蜘蛛的问题中产生的。这个问题关注于一个动物参与一系列的竞争的情形。在对相同的两个对手之间重复博弈的 ESS 搜寻的研究中，Axelrod (1981)的研究工作得到了丰硕的成果。如果接连发生的竞争是在不同的对手之间展开的，我在本书中已经假设每一场竞争都和前一场竞争相独立，并且博弈的回报是可加的。这在有些时候是近似正确的，但这并不是必须的。比如，如果竞争是针对某个能够长期持有的资源(例如蜘蛛的一张蛛网)，那么一场竞争的胜利者将成为该资源的所有者，在下一场竞争中就不可能作为入侵者。因此，在一场竞争中所采取的策略会影响到下一场竞争中竞争者的角色。至今我还不很清楚这样的情形应该如何进行分析。

我非常确信在试图运用演化博弈论的过程中必会涌现出许多其他的理论问题。至于理论本身出现的问题，只要是因为我已经感觉超出自己的程度，那么我觉得是难以预测的。然而，理论的发展似乎存在两个方向。第一个研究方向是对无性生殖种群中种群动力学的分析，正如在附录四中表述的那样。对早期的生命演化(Eigen 和 Schuster，1977)的研究很可能比对较高等生物体的研究更为重要，这是因为在前者的情形中，无性生殖的假设已经被证明是正确的，但是在后者的情形中，所作出的假设仅仅是为了研究的方便；第二个研究方向与经典的博弈论更为相关。在本书中，我只考虑了能够用矩阵形式表示的博弈，以及策略集合可以用一个或多个连续变量来表示的博弈。更为复杂的博弈可以用扩展式进行表示，扩展式就像一个树形的结构，每一个结点表示某一个对手的策略选择。在演化的情形中，使用这样的表示形式将对研究大有助益。

最后的问题关注于演化博弈论和群体遗传学之间的联系。在大多数情况下，博弈论可以在不了解遗传细节的基础上进行分析，所有博弈论需要的假设是在讨论的某个特征中，存在某种具有可加性的遗传，以及 ESS，无论纯策略的还是混合策略的，都可以由一个合子的基因型来产

生。但是，存在两个上述原理之间相互影响的情形：

(1) 博弈的回报(适应度)只能够用具体精确的遗传模型才能够估计得到。在上文讨论的亲属之间的博弈中，这样的难题就会出现。当分析性别比演化及其相关问题时，这种难题将以较易处理的形式出现。在性别比演化的遗传模型中，适应度并不像在大多数遗传模型中是主观选择的参数，而是从表现型(后裔性别比)以及繁殖系统中必然地产生的。在这样的情形中，ESS 的概念是种群内遗传学的一个有用工具。于是解决这样一个问题的经典方法就是考虑在同一个基因座上两个(或者更多)的等位基因，并且将表现型(即后裔性别比)归因于三种基因型之一。然后我们就可以寻找均衡的基因频率，或者，为了避免数学上的困难，我们可以问：是否存在一个“受保护的多态现象”？如果一个等位基因 a 可以侵害一个 AA 的种群，并且等位基因 A 可以侵害一个 aa 的种群，那么上述问题的答案是肯定的。

这种 ESS 的方法(Eshel，1975；Charlesworth，1977)是将任意一个表现型 s 归因于一个基因型 AA，并且探问是否存在一个 s 值使得任何具有不同表现型的突变异种都不可以入侵。这个方法仍然建立在种群遗传学之上，但是对于我们想达到的一些目标而言，它既简单又很有效。

(2) 博弈论预测存在一种混合 ESS，但是没有一个纯合子基因型能够产生那样的表现型，在极端的情形中，每一个基因型都对应于一个具体的纯策略，在这样的情形下，很自然会问是否会存在一个稳定的遗传多态性，并且其中形态的频率和 ESS 的频率相一致。事实上，这并不总是成立的，即使遗传是无性的(附录四)，但是在通常情况下它是成立的(见第 40 到 43 页)。如果存在一种混合 ESS 和演化稳定状态是等价的情形，那么重要的是找到所需要遵守的条件。相比之下，Eshel (1981b)对这个问题进行了更深一步的分析。

附　录

一、博弈论的矩阵表达形式

在本书中，我一直使用符号 $E(p, q)$ 来表示当对手采取策略 q 时，采取策略 p 的局中人的博弈回报。现在我所要讨论的是，如何将这样的回报用矩阵的形式来表达（Haigh，1974）。

考虑具有三个纯策略 H、D 和 R 的博弈，其支付矩阵如下所示（所示的回报总是指左边的策略所带来的回报）。

$$V=\begin{array}{c} \\ \left\{\begin{array}{l} H \\ D \\ R \end{array}\right. \end{array}\begin{array}{ccc} H & D & R \\ \alpha_{11} & \alpha_{12} & \alpha_{13} \\ \alpha_{21} & \alpha_{22} & \alpha_{23} \\ \alpha_{31} & \alpha_{32} & \alpha_{33} \end{array}$$

令策略 $p=p_1H+p_2D+p_3R$，策略 $q=q_1H+q_2D+q_3R$。于是有：

$$p'Vq=(p_1 \quad p_2 \quad p_3)\begin{pmatrix} \alpha_{11} & \alpha_{12} & \alpha_{13} \\ \alpha_{21} & \alpha_{22} & \alpha_{23} \\ \alpha_{31} & \alpha_{32} & \alpha_{33} \end{pmatrix}\begin{pmatrix} q_1 \\ q_2 \\ q_3 \end{pmatrix}$$

$$= (p_1\alpha_{11} + p_2\alpha_{21} + p_3\alpha_{31} \quad p_1\alpha_{12} + p_2\alpha_{22} + p_3\alpha_{32} \quad p_1\alpha_{13} + p_2\alpha_{23} + p_3\alpha_{33}) \begin{pmatrix} q_1 \\ q_2 \\ q_3 \end{pmatrix}$$

$$= \{E(p,\ H) \quad E(p,\ D) \quad E(p,\ R)\} \begin{pmatrix} q_1 \\ q_2 \\ q_3 \end{pmatrix}$$

$$= q_1E(p,\ H) + q_2E(p,\ D) + q_3E(p,\ R)$$

$$= E(p,\ q)$$

因此 $E(p,\ q)$可以写成 $p'Vq$ 的形式。

二、有两个纯策略的博弈总是具有一个 ESS

我们可以把博弈的支付矩阵写成：

	H	D
H	a	b
D	c	d

如果 $a>c$，那么策略 H 是一个 ESS。

如果 $d>b$，那么策略 D 是一个 ESS。

如果上述两个不等式都成立，那么 H 和 D 都是 ESS。

对剩下的 $a<c$ 和 $d<b$ 两种情形。令 I 为混合策略 $P(H)+(1-P)(D)$，其中 P 表示采取策略 H 的概率。如果 I 是一个 ESS，那么根据 Bishop-Cannings 定理(附录三)有，

$$aP + b(1-P) = cP + d(1-P)$$

图 35 表明，如果 $a<c$ 并且 $d<b$，那么上述方程总是存在一个满足 $0<P<1$ 的解。解为：

$$P = \frac{(b-d)}{(b-d)+(c-a)}$$

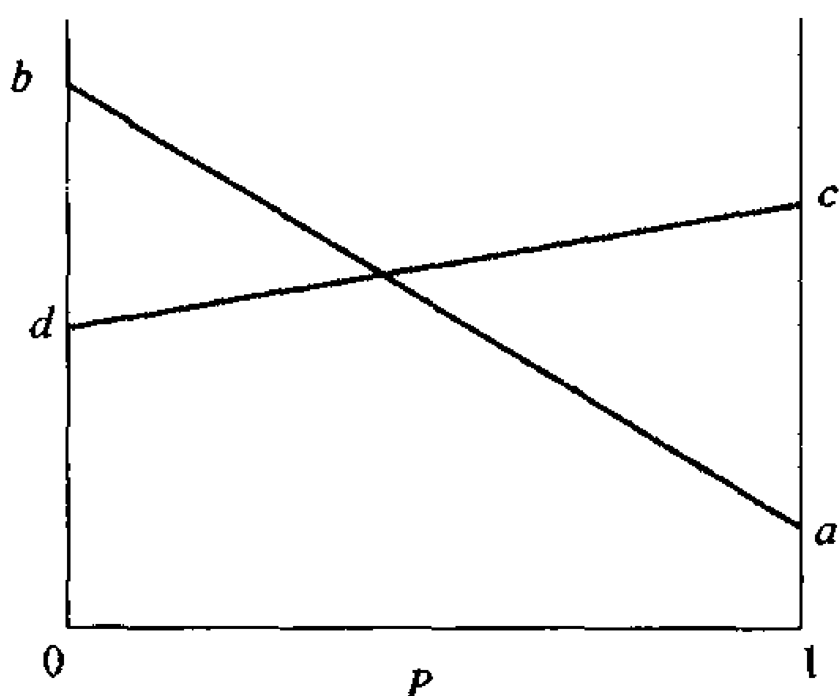


图 35　具有两个纯策略的博弈具有一个 ESS。

为了证明这个解是稳定的，考虑另一个可选策略 $q=q(H)+(1-q)(D)$。由于策略 $I=P(H)+(1-P)(D)$ 具有 $E(H, I)=E(D, I)$ 的性质，由此得到 $E(q, I)=E(I, I)$。因此，如果 $E(I, q)>E(q, q)$ 成立，那么策略 I 将是稳定的。

现在

$$E(I, q)-E(q, q)=E(I, q)-E(I, I)+E(q, I)-E(q, q)$$
$$=(p'-q')V(q-p)$$
$$=(q-p)^2(b+c-a-d)$$

由于 $c>a$，$b>d$ 并且 $q\neq p$，由此可以得到 $E(I, q)>E(q, q)$，因此策略 I 是稳定的。

总之，H 是一个 ESS，或者 D 是一个 ESS，或者 H 和 D 都是 ESS，或者存在一个混合 ESS。

三、Bishop-Canning 定理

Bishop-Cannings(1978)证明了下述定理：

如果策略 I 是一个支撑(support)①纯策略 a, b, c……的混合 ESS，那

① 如果纯策略 a, b, c……在混合策略 I 中以非零的概率被采取，那么我们就说纯策略 a，b, c……是策略 I 的支撑。

么就有 $E(a, I) = E(b, I) = \cdots E(I, I)$。

证明：假设纯策略 a 在策略 I 的支撑中，并且假设

$$E(a, I) < E(I, I)$$

我们把策略 I 用 $P(a)+(1-P)(X)$ 的形式来表达，其中 X 是一个不同于策略 a 但也被策略 I 所采用的纯策略或者混合策略。

那么就有

$$E(I, I) = PE(a, I)+(1-P)E(X, I)$$
$$< PE(I, I)+(1-P)E(X, I)$$

因此 $$E(I, I) < E(X, I)$$

但是，如果 I 是一个 ESS，那么上式就不可能成立。所以 $E(a, I) < E(I, I)$是不可能的。也是由于 I 是一个 ESS，那么 $E(a, I) \leqslant E(I, I)$。

因此，对于支撑 I 的任何一个纯策略 a，都有

$$E(a, I) = E(I, I)$$

定理得证。

如果策略集是连续的，并且作为混合 ESS 的策略 I 由概率密度函数 $p(x)$给出，那么该定理认为对于任一满足 $p(m)\neq 0$ 的策略 m，$E(m, I)$ 是一个常数。

这一定理为演化博弈论建立了一个公认的事实，那就是如果一个混合策略 I 是对某个策略 J 的最优反应，那么对于任何一个支撑 I 的策略 a，$E(a,J)$是一个常数。这一点在寻找混合 ESS 的候选策略时具有实用价值。当然，即使已经找到了这样一个候选策略，也仍然需要检验其稳定性，即对所有策略 a 检验不等式 $E(I, a) > E(a, a)$是否成立，其中 a 是纯策略或混合策略。

四、动态性和稳定性

假设参与竞争的个体可以采取一系列策略 i，j……令 p_i 和 p_i'分别为

在连续的两个代际之间的个体采取策略 i 的频率。如果令 W_i 表示个体采取策略 i 的适应度，并且令 $\overline{W}$ 为种群的平均适应度，那么

$$\left.\begin{aligned} W_i &= C + \sum_j p_j E(i, j) \\ \overline{W} &= \sum_i p_i W_i \\ p'_i &= \frac{p_i W_i}{\overline{W}} \end{aligned}\right\} \tag{D. 1}$$

方程组(D. 1)用有限差分形式描述了种群的动态变化。它们可以被改写成：

$$p'_i - p_i = p_i(W_i - \overline{W})/\overline{W}$$

倘若每一个世代的变化都不是很大，那么上述方程组就可以用微分方程的形式将其替代，

$$dp_i/dt = p_i(W_i - \overline{W})/\overline{W} \tag{D. 2}$$

由于方程组(D. 2)的右边部分都是除以了同一个函数 $\overline{W}$，那么其轨线(flows)和不动点与下列方程是等价的

$$dp_i/dt = p_i(W_i - \overline{W}) \tag{D. 3}$$

很重要的一点是，只有在对称博弈中，一般性的方程组(D. 2)和(D. 3)才具有等价性。对非对称博弈的微分方程处理将在附录十中讨论。

(D. 3)所表述的方程组是由 Taylor 和 Jonker (1978)以及 Zeeman (1979)提出的，其目的是为演化博弈论提供连续性动力学。Eigen 和 Schuster (1977)使用等价的方程组来描述在生命起源的过程中不同类型分子的浓度。由于我们关注的都是一个无性繁殖种群的演化现象，因而这一个在相同的方程中的收敛现象并不令人惊奇。

有两个问题可问：第一，作为 ESS 判别条件的(2. 4a，b)对动态系统稳定状态的判断究竟到怎样一个程度？第二，有限差分方程(D. 1)和类

型(D. 3)的微分方程的行为之间存在什么差异?

在考虑第一个问题时,关键是要意识到方程组(D. 1)和(D. 3)都是描述只有一个离散的并可以繁殖的策略集合存在的种群演化问题,那么一个稳定的状态就是一个稳定的遗传性多态现象,或者纯策略类型的混合。与之相反,满足方程(2. 4a, b)的一个混合策略可以由单个个体所采取。在下文中,向量 $\tilde{p}$ 将表示一个多态种群中不同类型的频率,并且向量 $\tilde{P}$ 表示在一个混合策略中不同策略的采取频率。

有下列结论成立:

(1) 无论是离散型动态还是连续性动态,如果一个能够抵抗任意其他纯策略或者混合策略侵害的策略 $\tilde{P}$ 满足方程(2. 4a, b),那么一个由采取策略 $\tilde{P}$ 的个体所构成的种群是稳定的并能够抵抗突变异种的侵害;

(2) 如果只有两个可选的纯策略,那么总是存在一个稳定的状态(见附录二)。如果一个混合策略 $\tilde{P}$ 满足条件(2. 4a, b),那么一个由采取策略 $\tilde{P}$ 的个体所构成的种群以及相应的那个多态种群 $\tilde{p}$ 都是稳定的;

(3) 如果存在两个以上的纯策略,而且如果动态变化是连续性的,那么,当一个混合策略 $\tilde{P}$ 满足条件(2. 4a, b),并能够抵抗任意其他纯策略或者混合策略的侵害时,对应的多态性 $\tilde{p}=\tilde{P}$ 也将具有稳定性。这一点被 Taylor 和 Jonker (1978)所证明,并且 Zeeman (1979)给出了更一般性的证明。

注意到如果一个遗传多态性 $\tilde{p}$ 只对可选纯策略才满足条件(2. 4a, b),那么仍不具备充分的理由说明其具有稳定性。这样考虑图 36 中的矩阵,策略 A 满足条件(2. 4a, b),可以单独抵抗纯策略 B 或者 C 的侵害。但是,如图所示,A 并非是"三纯策略"动态系统的吸引点(attractor)。这样,策略 A 不会由于单独的策略 B 或策略 C 的出现而遭到侵害,但是如果突变异种 B 和 C 同时出现,那么它将遭到侵害。这并非是上述定理的一个反例,因为策略 A 对于混合策略$\left(0,\frac{1}{2},\frac{1}{2}\right)$并不满足条件(2. 4a, b)。

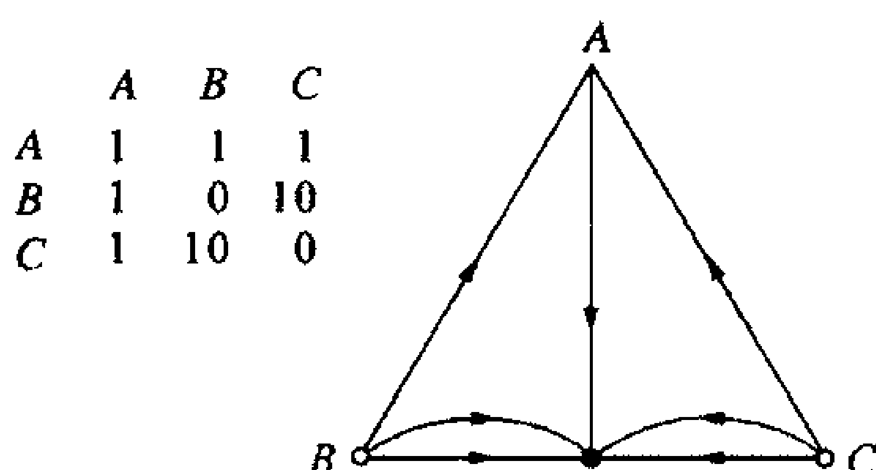


图 36　在这个博弈中，策略 A 可以单独抵抗策略 B 或策略 C 的侵害并保持稳定，但是不能够抵抗突变异种 B 和 C 的同时入侵。

这个定理的威力在于，在只有纯策略可以选择的情况下，如果满足条件(2.4a, b)，那么一个单一同态的种群或是一个多态的种群是稳定的，它可以抵抗任何一个纯策略或者混合策略的侵害。(我对这一点的理解应该归功于 I. Eshel 博士)

(4) 这一定理的逆定理并不成立。也就是说，虽然相应的混合策略 $\tilde{P}$ 不能满足条件(2.4a, b)并且在事实上的确能够被侵害，但是一个遗传多态的群体 $\tilde{p}$ 有可能是稳定的。作为一个例子，考虑图 37 中的博弈矩阵(Zeeman, 1979)。只存在三个纯策略时的动态变化如图 37a 所示。状态 $\tilde{p}=(1/3, 1/3, 1/3)$是一个稳定的遗传多态，并且纯策略 $A=(1, 0, 0)$也是一个吸引点。然而，如果允许混合策略存在，那么策略 $\tilde{P}=(1/3, 1/3, 1/3)$面对混合策略(0, 1/2, 1/2)的侵害而不能够保持稳定。如果突变异种能够带来所有可能的混合策略，那么最后的结果将是纯策略 A 成为唯一的吸引点(如图 37b)。

(5) 如果动态变化是离散的(方程组 D.1 表示的情形)，并且如果只有纯策略可供选择，那么条件(2.4a, b)对于保证遗传多态性 $\tilde{p}$ 稳定性既不必要也不充分。图 37 中的博弈矩阵就是该条件非必要性的一个例子，而“石头—剪子—布”博弈(见第 20 页)是该条件非充分性的一个例子。

从上文的论述中我们很清楚地可以看到一个遗传多态的稳定性与其相应的混合策略的稳定性之间的关系是十分复杂的，但这不并不能改变以下简单的结论，那就是如果一个策略 P 对于其他所有可选的纯策略或

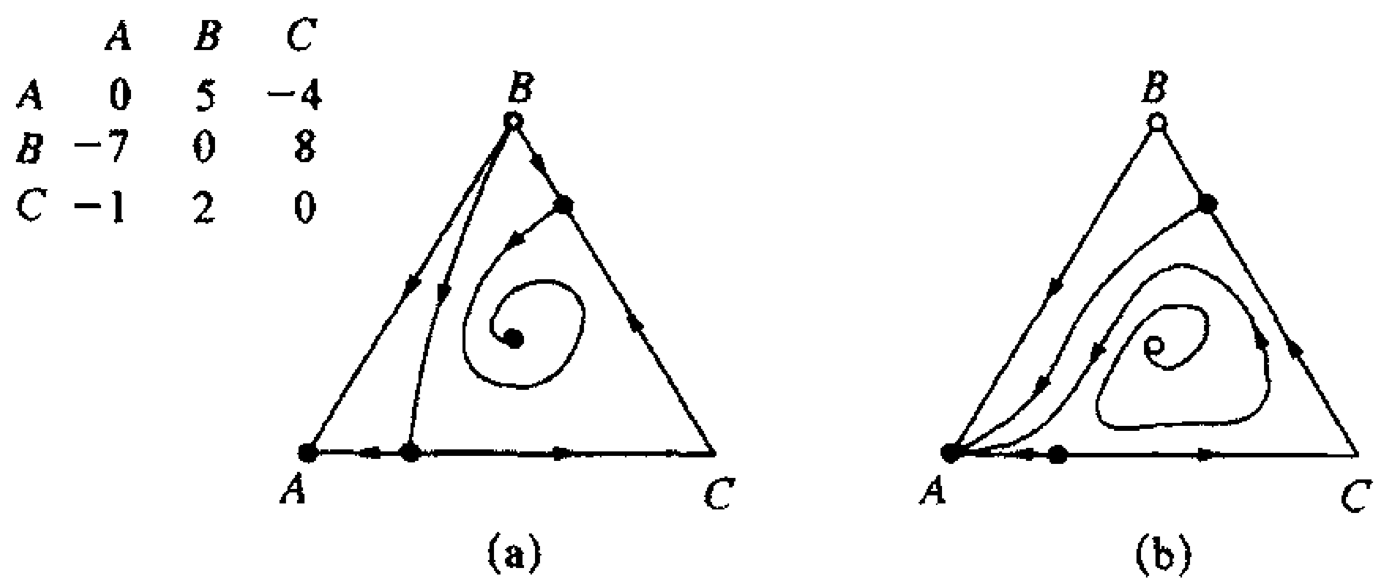


图 37 一个博弈满足以下条件：如果只有纯策略存在，那么遗传多态 $\tilde{p}=(1/3, 1/3, 1/3)$是稳定的，但是相应的混合策略 $\tilde{P}$ 却能够被侵犯。(a) 当只有纯策略存在时种群的动态变化；(b) 当混合策略存在时种群的动态变化。我们假设所有可能的混合策略都存在于种群中，或者是由突变异种带来的，并且图中的三角形表示在种群演化的过程中行动 A、B、C 被选择的频率值。

者混合策略而言，满足条件(2. 4a, b)，那么策略 P 就能抵抗突变异种的侵害。

Eshel (1981a)和 A. Grafen(私人交流)独立地发现一个不同于上文刚刚讨论过的判断 ESS 稳定性的准则。两位学者都是试图寻找演化稳定的性别比，并且他们实际上遇到的问题只有当策略集是一个连续的集合时才会出现，比如，在性别比博弈的情形中，策略集是 0 到 1 的连续区间。

图中的实线给出了在性别比为 $\bar{x}$ 的种群中最优的性别比 x。(a) 图表示 Fisher (1930)原来的问题，只有一个 ESS 存在，即 $x^*=0.5$；(b)图表示一个具有三个 ESS 的情形。

明确地阐释性别比博弈问题的一个方法如下所示，令 $\bar{x}$ 为种群的性别比，并令 x 为对 $\bar{x}$ 的“最优反应”，那就是说，在给定种群的性别比 $\bar{x}$ 下，x 是能够使得个体适应度(比如孙代个体的期望数量)最大化的性别比。如果我们画出 x 对 $\bar{x}$ 的图像(如图 38 所示)，那么在满足 $x=\bar{x}$ 处，就是 ESS 的值 x^*。图 38a 表示 Fisher (1930)最初提出的问题，在 $\bar{x}<0.5$ 的情形下，最优反应是 $x=1$，而在 $\bar{x}>0.5$ 的情形下，最优反应则是 $x=0$。

Eshel 和 Grafen 两者发现的情况如图 38b 所示。现在存在三个

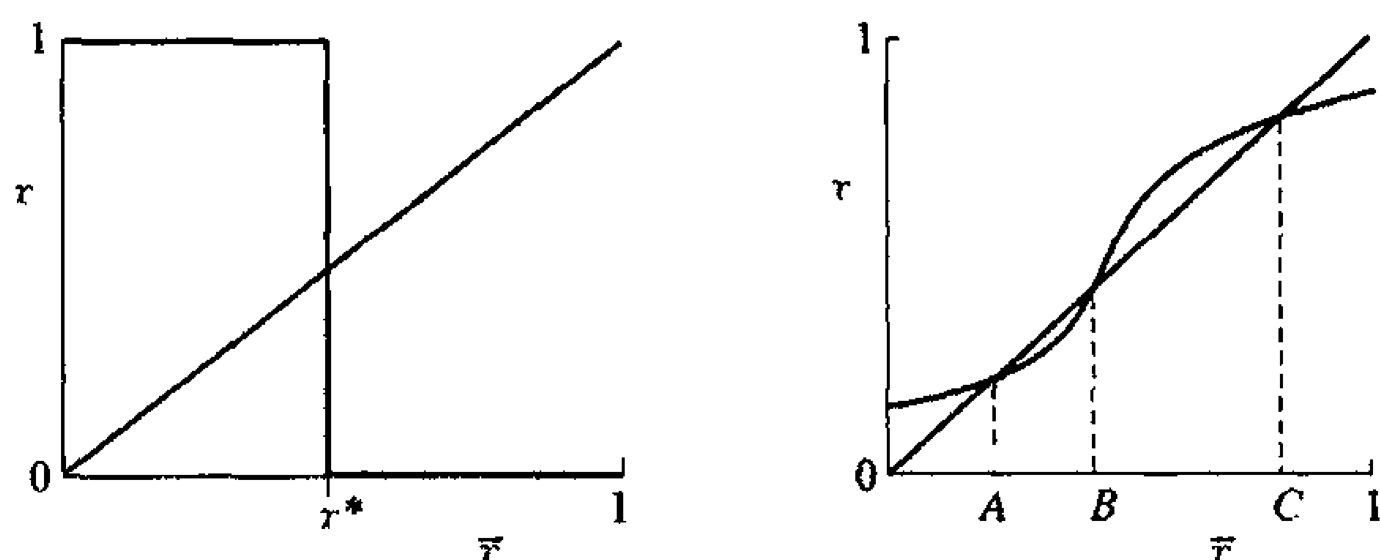


图 38　在性别比博弈中的强 ESS 和弱 ESS。

ESS，分别是 A、B 和 C。根据下文的理解，我们可以认为居于中间的那个 B 策略只是弱稳定的。假设种群的性别比略微高于 B，即 $\bar{x}=B+\epsilon$，那么最优反应 x 应该是 $B+k\epsilon$，其中 k 表示在 B 处的导数且 $k=\frac{dx}{d\bar{x}}$。如图所示，$k>1$，因此如果一个种群偏离 B 点的 ESS 的距离为 ϵ，那么最优反应肯定离 B 更远。如果一个种群略微偏离了 B 点（例如，由于有限种群的遗传漂变，或是因为某种环境的变化改变了博弈的回报并在保持 $\bar{x}$ 不变的情况下使 B 点移动），那么种群将在演化中远离 B 点，并且根据最初的位移方向，最后达到 A 点或者 C 点。

在 Eshel 所使用的术语中，我们说在 B 点的 ESS 是"弱稳定"的，而在 A 点和 C 点的 ESS 则是"强稳定"的。Eshel 进而证明当且仅当 x 关于 $\bar{x}$ 的曲线从上方穿过直线 $x=\bar{x}$ 时，所形成的 ESS 才是连续稳定的。

值得补充的是以下两点：首先，如果偏离 B 点的位移 ϵ 很小，那么只有较小表现型效应（大约 $<k\epsilon$）的突变异种才能够侵害种群；第二，一个处于 B 点的种群可以抵抗任何突变异种的侵害。为了证明这一点，我们考虑下述种群，其由 $1-p$ 比例的 B 表现型个体和 p 比例的 $B+l$ 表现型突变异种所构成。我们假设 $p\ll1$，l 可以取任何数值，只要 $B+l$ 确是一个可能的表现型。

新种群的平均性别比将是 $\bar{x}=B+pl$，于是新的最优反应大概是 $B+kpl$。在种群的 B 和 $B+l$ 两种类型中，更具适应能力的将是具有最接近于最优反应 $B+kpl$ 表现型的那种生物类型。因此，从图 39 可以看

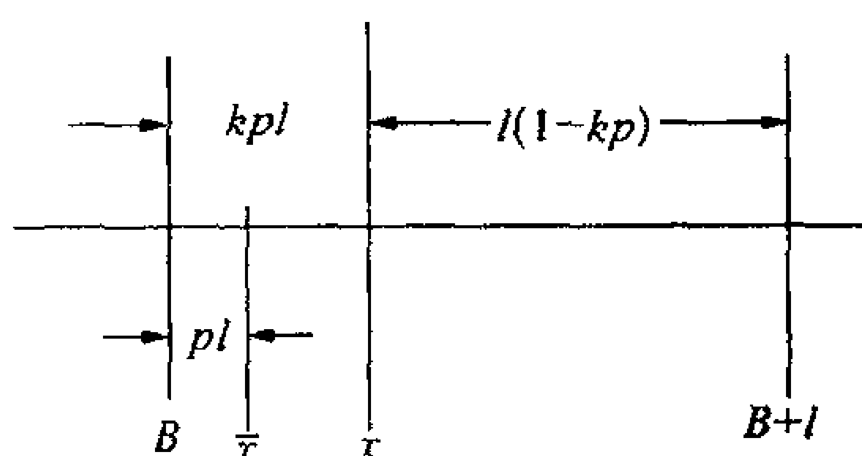


图 39 一个弱稳定的 ESS。图中的符号见正文的说明。

到，如果 $kpl<l(1-kp)$，即 $kp<0.5$，那么 B 将更具适应能力。由于 $p\ll 1$，除非 $k\gg 1$，B 才会更具适应能力。

所以，一个满足 ESS 的条件(2.4a，b)且可以抵抗任何突变异种侵害的但又只是弱稳定的策略是可能存在的。但是这种可能性只有在策略集合是连续的情况下才存在。

五、报　　复

鹰鸽博弈可以通过再引入两个纯策略加以扩展：

(1) 报复策略 R(Retaliator)：一开始选择炫耀策略，但是如果对手采取升级的战斗它也会采取升级的战斗；

(2) 欺软怕硬策略 B(Bully)：一开始选择升级的战斗，但如果对手也采取升级的战斗它就会撤退。

四策略博弈的支付矩阵在表格 31a 中给出。这是 Maynard Smith 和 Price(1973)所考虑的博弈的简化版本。特别地，我们已经假设两个鸽策略者(或者一个鸽策略者和一个报复者，或者两个报复者)可以避免一个较长时间竞争的代价而共享所争夺的资源。

在对这个博弈的分析中，出现了几个难点和差错：

(1) Gale 和 Eaves (1975)指出 Maynard Smith 和 Price 在他们研究的博弈中遗漏了一个 ESS，那就是由 H 策略和 B 策略构成的一个混合策略；

(2) 当不存在 H 策略和 B 策略时，R 策略和 D 策略之间不存在任何差异。这种选择性中性把困难引入了分析；

表 31　鹰—鸽—报复者—欺软怕硬者博弈

(a)

	H	D	R	B
H	$v-c$	$2v$	$v-c$	$2v$
D	0	v	v	0
R	$v-c$	v	v	$2v$
B	0	$2v$	0	v

(b)

	H	D	R	B
H	$v-c$	$2v$	$v-c$	$2v$
D	0	0	0	0
R	$v-c$	0	0	$2v$
B	0	$2v$	0	v

(c)：根据 Zeeman(1981)修正过的博弈

	H	D	R	B
H	$v-c$	$2v$	$v-c+\varepsilon$	$2v$
D	0	v	$v-\varepsilon$	0
R	$v-c-\varepsilon$	$v+\varepsilon$	v	$2v$
B	0	$2v$	0	v

(3) 在三策略 $H-D-R$ 博弈中，策略 R 并不是一个 ESS；

(4) P. G. Caryl(私人交流)指出了最初的博弈模型的一个生物学上的难以置信之处。这就是我们所做的假设两个鸽策略者能够以一个较小成本解决竞争，这个成本是由于时间的浪费所形成。如果所争夺的资源是可分的，那么这可能是正确的，于是表格 31a 所示的博弈可以被看成是对可分性资源的竞争。但是，如果资源是不可分的，那么在两个鸽策略者之间展开的竞争就变成了一场消耗战，在这种竞争中，期望成本为 $V/2=v$。如果这样的话，博弈的回报矩阵如图 31b 所示，那么对最初模型的批评将是有效的，但是在表 31 从 a 到 b 的变化中，最后发现这并没有改变种群的动态变化。

我将首先分析三策略 $H-D-R$ 博弈，然后将转向分析完整的四策略博弈。$H-D-R$ 博弈的动态变化如图 40 所示。具有纯策略 H 和纯策略 D 的遗传

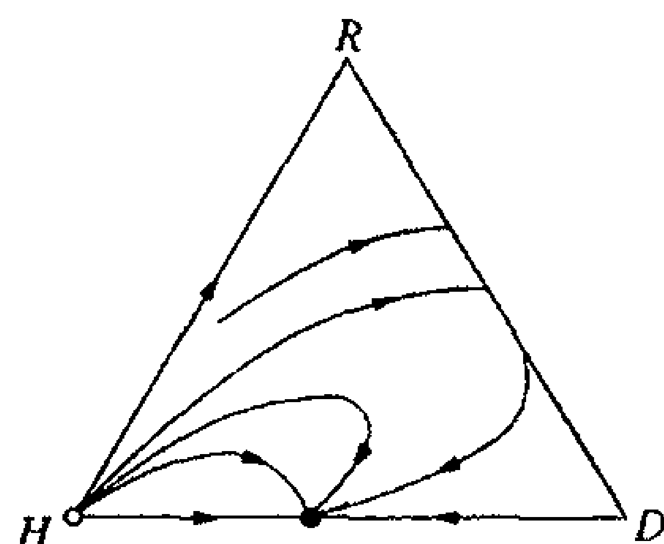


图 40　鹰—鸽—报复者博弈

多态是唯一的 ESS。

然而,存在一个很好的理由拒绝认为这是对该博弈的完整解释。如果第四个策略 B 出现,那么策略 R 总被排除在外这一点将不再正确,这是因为面对 B 策略者,R 策略者相比 D 策略者更具优势。不幸的是,如果我们引入第四个策略 B,那么稳定状态就不再存在。相反,整个系统陷入不确定的循环之中:$R \to RD$ 直线$\to HD$ 多态现象$\to HB$ 多态现象$\to R$。这种不规则的行为是由于一个的确令人难以置信的假设所引起的,那就是当 H 策略和 B 策略不存在时,R 策略和 D 策略是等价的。

Zeeman (1981)认为博弈矩阵需要做一定的修正以允许下述情况得以存在,那就是在一个 R 策略者对 D 策略者的博弈中,报复者有时候会发现它的对手从不选择升级的战斗,并且利用这一发现获得好处。同时,基于 H 策略者具有先发进行升级的战争的优势这一点,他还允许 H 策略者在遇到 R 策略者时将略具优势。实际上,在原来的梅纳德·史密斯和普瑞斯的模型中,这些效应都能够呈现。作为结论的博弈回报矩阵在表格 31c 中给出(也可以对表格 31b 做一个等价的修正,但是其动态变化过程是一样的)。

修正的 $H-D-R$ 博弈的动态过程如图 41 所示,存在两个可选择的 ESS,那就是报复者策略以及一个鹰策略、鸽策略的遗传多态。完整的四策略博弈的动态过程如图 42 所示,也存在两个 ESS,报复者策略以及鹰策略、欺软怕硬策略的遗传多态。这一点支持了 Gale 和 Eaves (1975)的结论,他们的结论是通过对 Marnard Smith 和普瑞斯最初给出的博弈矩阵进行计算机模拟而得到的。

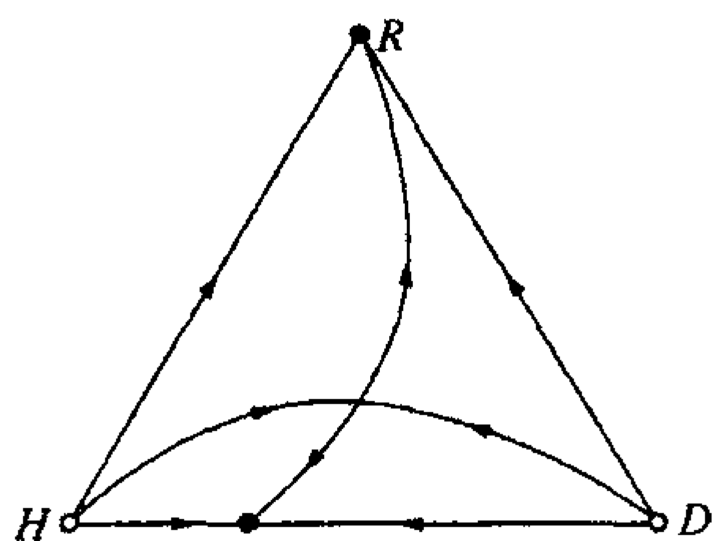


图 41 修正的"鹰—鸽—报复者"博弈

略有讽刺意义的是,我最初提出 ESS 的想法是为了对 George Price 的一个口头的观点进行正规化的分析,他的观点是在动物竞争中仪式化行为的普及可以用报复的现象进行解释(Geist 也给出了一个相似的观

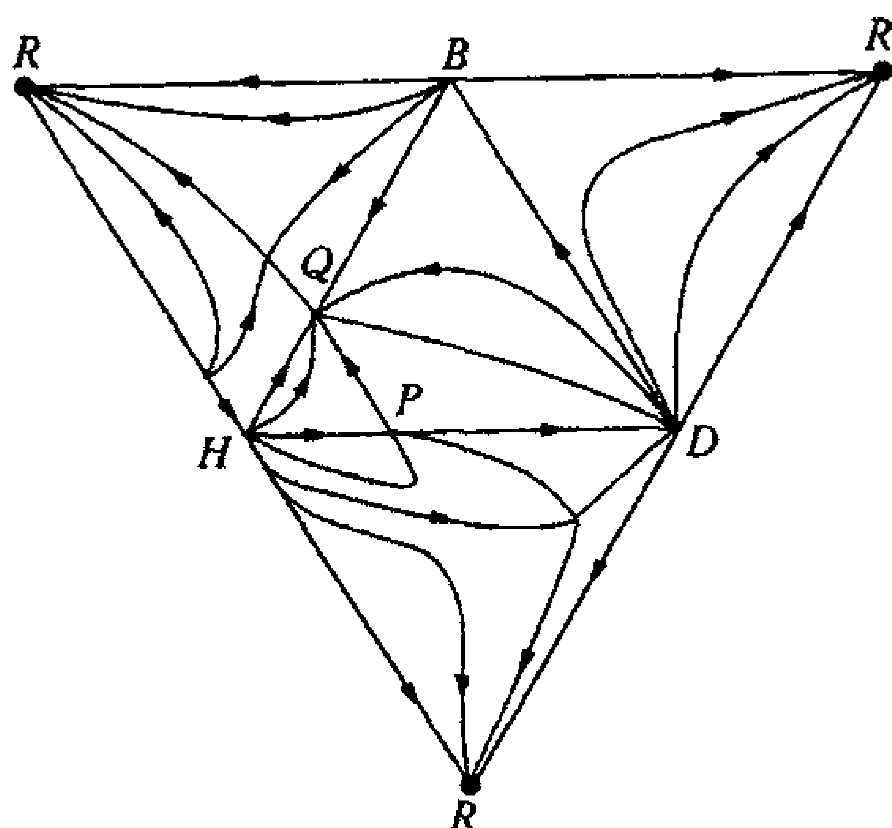


图 42　“鹰—鸽—报复者—欺软怕硬者”博弈。该图应该想象成以 *HB*、*BD*、*DH* 为底边、以 *R* 为顶点的正四面体(根据 Zeeman 1981 年资料改编)。

点,1966)。虽然我认为我们在本质上是正确的,但是我必然会在许多细节的处理上发生错误。

六、具有亲缘关系的个体之间的博弈

如果有一个特性能够影响拥有该特性的个体的亲属的生存或者生育能力,那么这个特性的演化过程就可以用两种方法之一进行建模分析(Hamilton,1964; Orlove,1979; Cavalli-Sforza 和 Feldman,1978)。简而言之,一个个体,即自我(ego),其“综合适应度(inclusive fitness)”把自我给予其亲属的援助也考虑在内,而“邻居调整的(neighbour-modulated)”或这“个体适应度”只考虑自我的直接后代数量,但是把从它的亲属那里得到的援助计算在内。这两个方法已经运用在亲缘关系个体之间的博弈分析中。个体适应度的方法在形式上是正确的,但是它不能够给出一个寻找 ESS 的简单方法,而综合适应度的方法则提供了一个寻找 ESS 的方法,但是它却有可能导致错误的结论。

这个模型如下所述。适应度决定于一系列成对的竞争,并且是无性

繁殖的，正如基本模型（见第二章）那样，满足"龙生龙，凤生凤（或有其父必有其子）"的规律。但是，配对并不是随机形成的，在所有竞争中，有比例 r 的竞争是在来自相同无性系的成员之间展开的（于是，竞争是在采取相同的纯策略或者混合策略的对手之间展开），而剩下的比例 $1-r$ 的竞争是在随机混合的对手之间展开的。这样，r 就表示两个对手血统上相同的概率，所以 r 有点类似于有性生殖种群中的相关系数。

Grafen (1979)采取了个体适应度的方法，如下所述。

令 $W(x)$为种群中 x 策略者的个体适应度，该种群的平均策略是 α，那么

$$W(x) = W_0 + rE(x,\ x) + (1-r)E(x,\alpha)$$

因此，如果 I 是一个 ESS 并且 m 是一个罕见的突变异种，

$$W(I) = W_0 + rE(I,\ I) + (1-r)E(I,\ I) = W_0 + E(I,\ I)$$

并且

$$W(m) = W_0 + rE(m,\ m) + (1-r)E(m,\ I)$$

由于 I 是一个 ESS，所以对于所有 $m \neq I$，有 $W(I) \geqslant W(m)$ 成立，即

$$E(I,\ I) \geqslant rE(m,\ m) + (1-r)E(m,\ I) \qquad (\text{F. }1)$$

(F. 1)式是 I 成为一个 ESS 的必要条件，但是这个条件对于寻找候选策略却没有帮助。综合适应度的方法才是完成这个工作的最好方法。例如，考虑表 32 中展示的两策略博弈情形，从这里，我们可以写出推导得到的博弈回报矩阵，这个矩阵中的数字表示参与人 1 的综合适应度的变化量。那么通过使用 Bishop-Canning 定理（附录三），我们可以容易地找到推导得到的博弈回报矩阵的 ESS。在这个例子中，

如果 $a(1-r)>c+br$，那么 H 是一个 ESS，

如果 $d(1-r)>b+cr$，那么 D 是一个 ESS，

并且如果上述两个不等式都不能成立，那么就存在一个由 PH 和 $(1-P)D$构成的混合策略，其中

$$P=\frac{(b-d)+r(c-d)}{(1+r)(b+c-a-d)} \tag{F.2}$$

表 32　亲缘个体之间的鹰鸽博弈

(a) 基本矩阵					(b) 包含适应度的矩阵		
		参与人 2					
		H	D			H	D
参与人 1	H	a	b	$\xrightarrow{r}$	H	$a(1+r)$	$b+rc$
	D	c	d		D	$c+rb$	$d(1+r)$

Hines 和 Maynard Smith (1979) 已经证明：如果一个策略根据 Grafen 条件(F. 1)发现它是一个 ESS，那么这个策略也将是综合适应度矩阵的一个 ESS，但是逆命题并不成立。所以，我们推荐的寻找 ESS 的候选策略的步骤是，首先利用综合适应度的变化将带来相同回报的 Bishop-Canning 定理，然后检验所得到的策略是否满足方程(F. 1)。

表格 33 给出了两个具体数值的情形。情形 1 支持下述常识性预期：在亲缘个体博弈的 ESS 相比非亲缘个体博弈的 ESS 更具合作性；情形 2 是一个根据条件(F. 1)得到的综合适应度矩阵中的 ESS 不具稳定性的例子。

在非亲缘个体的博弈中，如果向量 $\tilde{P}$ 是一个混合 ESS，并且只存在纯策略者，那么向量 $\tilde{p}$ 就代表一个稳定的基因多态(如果只存在两个纯策略，那么这个基因多态必然是稳定的)。但是这一点在亲缘个体的博弈中是不成立的。这样，对于表格 32b 中的博弈，如果只存在纯 H 策略者和纯 D 策略者，那么在均衡状态下 H 策略出现的频率是

$$p=\frac{b-d+r(a-b)}{(1-r)(b+c-a-d)} \tag{F.2}$$

显然该式与(F. 2)式不同。

把亲缘个体间博弈的处理方法扩展至有性两倍体种群中将是极具价值的。不幸的是，当对手是亲属时，一个类似于第 50 页的处理方法将是困难的。

表 33 从两策略博弈中推导出的综合适应度矩阵

情形 1

	H	D			H	D
H	1	6	$\xrightarrow{r=\frac{1}{2}}$	H	1.5	7
D	2	3		D	5	4.5

非亲缘参与者的 ESS 是 $P(H)=0.75$;亲缘关系参与者$\left(r=\frac{1}{2}\right)$的 ESS 是 $P(H)=0.417$。

情形 2

	H	D			H	D
H	7	8	$\xrightarrow{r=\frac{1}{2}}$	H	10.5	11
D	6	9		D	10	13.5

在包含适应度的矩阵中 H 和 D 是 ESS,但 H 不满足条件(F.1),它可以被 D 侵犯;$rE(m, m)+(1-r)E(m, I)=\frac{1}{2}\times 9+\frac{1}{2}\times 6=7.5>E(H, H)$.

七、具有随机回报的消耗战

一个包含两种类型个体的种群:类型 1,出现的频率为 q,其获胜所带来的回报为 v_1;而类型 2,出现的频率为 $1-q$,其获胜所带来的回报为 v_2。每一个个体都知道自己的类型以及 v_1、v_2 和 q 的数值,但是不知道对手确切的类型。例如,如果动物或是饥饿的(类型 1),或是不饥饿的(类型 2),并且 v_1 和 v_2 分别表示一个食物单位给饥饿的动物和吃饱的动物带来的价值,那么我们假设一个动物知道自己是否饥饿,但是只知道对手处于饥饿状态的概率。

竞争发生在随机选择的个体之间。在一个选择可允许成本为 m_1 的类型 1 的个体和一个选择 m_2 的类型 2 的个体之间展开的博弈中,其博弈回报如表 34 所示。令博弈的 ESS 为:如果个体是类型 1,那么选择密度

函数为 $p_1(x)$ 的随机策略 x；如果个体是类型 2，那么选择 $p_2(x)$。于是，一个随机选择的个体采取 x 策略所满足的密度函数应该是

表 34　具有随机回报的消耗战的回报矩阵

	类型 1	类型 2
$m_1>m_2$	v_1-m_2	$-m_2$
$m_1=m_2$	$v_1/2-m_1$	$v_2/2-m_2$
$m_1<m_2$	$-m_1$	v_2-m_1

$$G(x)=qp_1(x)+(1-q)p_2(x) \tag{G. 1}$$

我们首先将证明密度函数 $G(x)$ 没有"缺口(gaps)"和"概率原子"。假设 $G(x)$ 有一个缺口，如图 43a 所示，对比选择策略 A 的个体和选择策略 B 的个体得到的回报，在某些相同的情形下，这两个策略都会取得胜利，并且在那些情形下会取得相同的回报。同时，在某些相同的情形下，它们都会失败，但此时 A 策略者将比 B 策略者损失更多。这样，策略 B 相比策略 A 更具优势，因此 $G(x)$ 不能成为一个 ESS。那就是说一个 ESS 不容许有缺口存在。

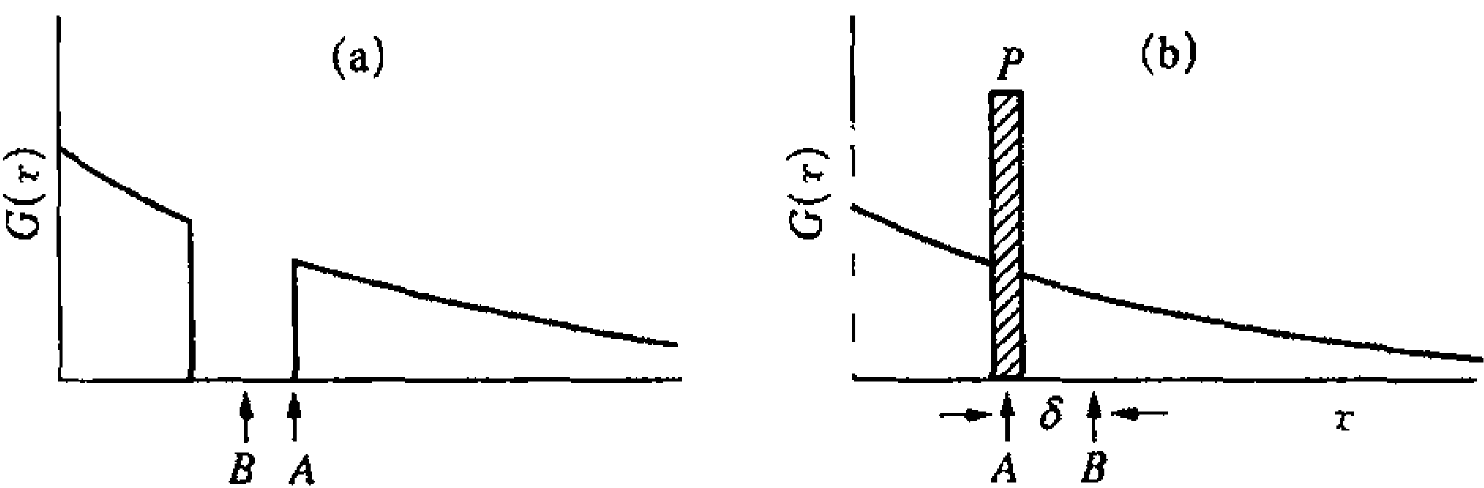


图 43　在具有随机回报的消耗战中，关于策略集合中不存在缺口和概率原子的证明。

现在考虑图 43b，在此图中，存在一个非零的选择策略 A 的概率 P。对比选择策略 A 的个体和选择策略 $B=A+\delta$ 的个体得到的回报。在那些两个策略都获胜的情形下，它们的回报是相同的。当两者都失败时，B 策略者的代价相比 A 策略者少 δ，但是，B 策略者能够在 A 策略者手中赢

得 $P/2$ 比例的竞争(即在面对的对手是 A 策略者时,有一半的机会获胜)。由于 P 值非零,由此得出结论,如果 δ 足够小,那么 B 策略者的期望回报将比 A 的期望回报更高。但如果 $G(x)$是博弈的一个 ESS,那么根据 Bishop-Canning 定理(附录三),上述情况不能成立。因此 $G(x)$不能够具有一个概率原子。

现在,我们可以证明 $p_1(x)$和 $p_2(x)$不可能相互重叠。考虑策略 $J=[m, p_2(x)]$,那就是说,如果个体是类型 1,则选择一个固定的 m 值;如果个体是类型 2,则选择 $p_2(x)$。I 是博弈的 ESS,$J=[p_1(x), p_2(x)]$。那么

$$E(J,\ I) = q[v_1 P(m) - R(m)] + (1-q)S$$

其中 $P(m)$表示面对$G(x)$的 m 策略获胜的概率,$R(m)$表示面对$G(x)$选择 m 的期望成本,并且 S 表示面对$G(x)$类型 2 的个体所获的期望回报。

根据 Bishop-Canning 定理,在所有支撑 $p_1(x)$的策略值 m 中,$E(J, I)$是一个常数。因此有

$$v_1 P(m) - R(m) = A$$

其中 A 是一个常数并且 m 的函数 $P(m)$和 $R(m)$并不取决于竞争者是类型 1 还是类型 2 的。

根据一个极为相似的论据,如果 m 在 $p_2(x)$的支撑中,那么

$$v_2 P(m) - R(m) = B$$

其中 B 是一个常数。因此,如果 m 既在 $p_1(x)$的支撑中又在 $p_2(x)$的支撑中,那么

$$(v_1 - v_2)P(m) = A - B \tag{G. 2}$$

由于 $G(x)$没有缺口存在,$P(m)$随着 m 单调上升。由于 $v_1 \neq v_2$,由此得到结论:只有唯一的 m 值能够满足(G. 2)。那就是说,在 $p_1(x)$和 $p_2(x)$之间不可能存在交叠部分,由于不存在缺口,所以两个分布将在 m 点处相遇。

我们可以进一步证明，如果 $v_1 > v_2$，那么 $p_1(x)$ 的图像将位于 $p_2(x)$ 之上，如图 44 所示。这些结论可以扩展到具有多于一种竞争者类型的情形，其中，不同的类型将获得不同的胜利回报。在极限状态下，如果胜利的回报是连续分布的，那么就会存在与每一个都相关联的唯一选择，胜利总是倾向于具有较高回报的那位竞争者。

Bishop，Canning 和 Maynard Smith(1978)给出了这些命题的更正式的数学证明，并且展示了可以推导得到的实际的概率分布究竟是什么样的。我们进一步证明了在这一类型的竞争中 $G(x)$ 是严格下降的。

八、由一个或多个连续型变量定义的博弈的策略集合的 ESS

在性别比问题中(第 82 页)，我们假设性别比的可能数值 s 能够连续地在 0 到 1 之间变化。在异配生殖的问题中，我们假设一个可能的配子的质量能够从 δ 到某个最大值 M 之间连续地变化。在每一个例子中，我们寻找的都是一个唯一的演化稳定数值，分别为 s^* 以及 m^*，以使得由具有这个数值的个体所构成的种群能够抵抗具有任何其他不同数值的突变异种的侵害。

如果 m^* 是演化稳定的，那么对于任何的 $m \neq m^*$ 都有 $W(m^*, m^*) > W(m, m^*)$ 成立。如果 W 是一个可微的函数，那么在下述条件满足的情况下，上述命题成立

$$\left.\begin{aligned} \left[\frac{\partial W(m, m^*)}{\partial m}\right]_{m=m^*} &= 0 \\ \left[\frac{\partial^2 W(m, m^*)}{\partial m^2}\right]_{m=m^*} &< 0 \end{aligned}\right\} \qquad \text{(H. 1)}$$

这些条件保证的稳定性只能够抵抗具有较小表现型效应的突变异种的侵害，那就是 $m \simeq m^*$ 的情况。当我们找到一个满足条件(H. 1)的 m^*，那么就必须检验它是否能够抵抗更为极端的突变异种的侵害(一个例子见第 52 页)。

这个方法可以很容易地推广到策略集合需要多于一个变量进行描述的情形。假设策略由 x 和 y 两个变量来定义，并且假设 x^* 和 y^* 是一个 ESS。我们考虑这个 ESS 在面对一个时刻只能影响其中一个变量的突变异种的侵害时的稳定性。这样我们假设在一个 x^*y^* 的种群中一个突变异种 xy^* 的适应度为 $W(xy^*, x^*y^*)$，稳定性要求满足下列条件

$$\left[\frac{\partial W(xy^*,\ x^*y^*)}{\partial x}\right]_{x=x^*} = 0$$

且
$$\left[\frac{\partial^2 W(xy^*,\ x^*y^*)}{\partial x^2}\right]_{x=x^*} < 0$$

而且突变异种 x^*y 也需要满足类似的条件。

这两个稳定性的条件给出了两个方程，从中可以解得 x^* 和 y^*。

举一个例子(梅纳德·史密斯，1980)，这个方法是在性别比等于 1∶1 以及总投资 $n(m^*+f^*)$ 为常数的两个约束条件下，用以寻找演化稳定的亲代对雄性子代的投资(m^*)以及雌性子代的投资(f^*)，其中 $2n$ 是家庭的容量。

九、从递归方程组中求解博弈的 ESS

在前文中，我们得到如下形式的递归方程，

$$\left.\begin{aligned} p_{n+1} &= \alpha p_n + \beta P_n \\ P_{n+1} &= \gamma p_n + \delta P_n \end{aligned}\right\} \qquad \text{(I. 1)}$$

这些方程具有下述解：

$$P_n = A\lambda_1^n + B\lambda_2^n$$

其中 A 和 B 是常数，并且 λ_1 和 λ_2 是下述特征方程的解，

$$\lambda^2 - (\alpha+\delta)\lambda + (\alpha\delta - \beta\gamma) = 0 \qquad \text{(I. 2)}$$

其中的参数 $\alpha, \beta, \gamma, \delta$ 是一个变量 a 的函数，a 定义了突变异种的表现型，它们也是 a^* 的函数，a^* 定义了处于 ESS 状态下的表现型。(由于我

们只关注在集合边界上的表现型，我们不需要把变量 b 包含于分析之中，其中 $b=f(a)$ 且 $b^*=f(a^*)$ ）这样方程(I. 2)就可以写成

$$\phi(\lambda, a, a^*)=0 \tag{I. 3}$$

特征值 λ 度量了突变异种（表现型 a）相对于典型个体（表现型 a^*）的增加速率。由此得到结论：

(1) 当 $a=a^*$ 时，$\lambda=1$；

(2) 由于 a^* 是一个 ESS，于是对于所有的 $a\neq a^*$ 有 $\lambda<1$ 成立。

因此我们要寻找一个 a^* 的值使得下列式子成立

$$\left(\frac{d\lambda}{da}\right)_{a=a^*}=0; \left(\frac{d^2\lambda}{da^2}\right)_{a=a^*}<0 \tag{I. 4}$$

根据约束方程(I. 3)，我们有

$$d\phi=\frac{\partial\phi}{\partial\lambda}d\lambda+\frac{\partial\phi}{\partial a}da=0$$

即

$$\frac{d\lambda}{da}=\frac{-\dfrac{\partial\phi}{\partial a}}{\dfrac{\partial\phi}{\partial\lambda}}$$

因此，如果 $\frac{\partial\phi}{\partial a}=0$，那么 $\frac{\partial\lambda}{\partial a}=0$。

所以，寻找 a^* 的方法就是去解下列方程

$$\left(\frac{\partial\phi}{\partial a}\right)_{\substack{a=a^*\\ \lambda=1}}=0 \tag{I. 5}$$

例如，前文的递归方程有如下特征方程

$$\lambda^2-\frac{1}{2}\left(1+\frac{b}{b^*}\right)\lambda+\frac{1}{4}\left(\frac{b}{b^*}-\frac{a}{a^*}\right)=0$$

因此

$$\frac{\partial\phi}{\partial a}=-\frac{1}{2b^*}\frac{db}{da}\lambda+\frac{1}{4b^*}\frac{db}{da}-\frac{1}{4a^*}$$

并且将 $\lambda = 1$ 带入上述方程，(I. 5)给出

$$\frac{1}{a^*}+\frac{1}{b^*}\left(\frac{db}{da}\right)=0$$

这与我们在前文中用一个非一般性的方法得到的结论是一致的。

所以，在给定一组递归方程的情形下去寻找 ESS，写出其特征方程并解得方程(I. 5)的根就足够了

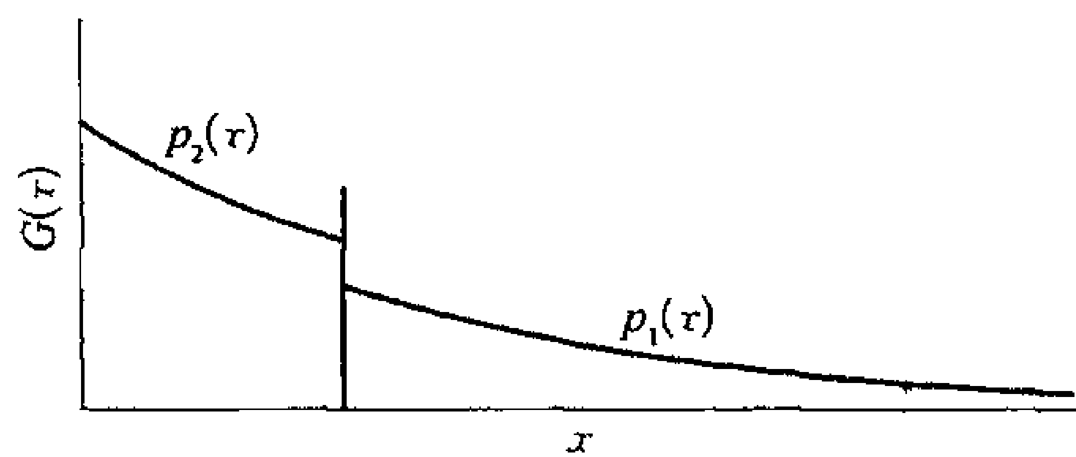


图 44 具有随机回报的消耗战的策略集合

十、具有循环动态的非对称博弈

考虑这样一个非对称博弈，其中每个角色都具有两个可选的纯策略。博弈的支付矩阵如表 35 所示。假设只存在纯策略者。令它们的频率为 $P(A)=X$ 以及 $P(R)=Y$，那么纯策略的适应度如下所示：

$$W(A) = aY + c(1-Y),\ V(R) = rX + t(1-X).$$

表 35 两个纯策略的非对称竞争的支付矩阵

		角色 2	
		R	*S*
角色 1	*A*	*a*, *r*	*c*, *s*
	B	*b*, *t*	*d*, *u*

$$W(B) = bY + d(1-Y),\ V(S) = sX + u(1-X).$$

平均适应度为：

$$\overline{W} = XW(A) + (1-X)W(B);\ \overline{V} = YV(R) + (1-Y)V(S).$$

推导的过程如附录四所示，关于 X 和 Y 的微分方程如下所示：

$$\frac{dX}{dt} = X\left(\frac{W(A)-\overline{W}}{\overline{W}}\right);\ \frac{dY}{dt} = Y\left(\frac{V(R)-\overline{V}}{\overline{V}}\right) \qquad (J.1)$$

基于第 135 页所描述的 Dawkins (1976)的"性别战争"，Schuster 和 Sigmund (1981)研究了这个问题。然而，与方程(J. 1)不同，他们采用的微分方程是

$$dX/dt = X[W(A)-\overline{W}];\ dY/dt = Y[V(R)-\overline{V}] \qquad (J.2)$$

在附录四中，我们曾经讨论过，在对称竞争中用(J. 2)形式的方程来替代(J. 1)形式的方程是合理的，这是因为这一变换并没有改变微分方程的不动点和轨线。但是，在非对称竞争中，这一点不再正确，这是因为 $\overline{V} \neq \overline{W}$。于是对于上述微分方程哪一个形式更为恰当的问题尚有考虑的余地，我们将依次考虑这两种形式。

令人感兴趣的情形是存在一个内部的不动点以及具有周期性循环的行为，这种情况在 $r>s, b>a, u>t$ 以及 $c>d$(或者所有这些不等号反向)的时候就会产生。从定性的角度看，如果考虑的是一个具有简单数值的例子，那么不会影响结论，其中 $r=b=u=c=2$ 并且 $s=a=t=d=1$。根据对称性，方程的不动点是 $X=0.5, Y=0.5$。设 $X=0.5+x$，并设 $Y=0.5+y$，方程组(J. 2)变成：

$$\frac{dx}{dt} = -\frac{y}{3}(1-4x^2);\ \frac{dy}{dt} = \frac{x}{3}(1-4y^2) \qquad (J.3)$$

如果我们忽略 x^2 和 y^2 两项，那么方程(J. 3)描述的是简单的谐波运动(harmonic motion)。该完备方程组也描述了一个保守系统(conservative system)，这是因为 $H = x^2 + y^2 - 4x^2y^2$ 是运动中的一个恒量。这样方程组(J. 3)描述了一系列闭环(如图 45a 所示)。

生物学家已经对自守系统产生了怀疑。所以值得安慰的是方程组(J. 1)是渐近稳定的。对于具体数值的例子，该方程组变为：

$$\frac{dx}{dt}=-\frac{y}{3}\frac{(1-4x^2)}{(1-4xy/3)};\ \frac{dy}{dt}=\frac{x}{3}\frac{(1-4y^2)}{(1-4xy/3)} \tag{J. 4}$$

Joseph Hofbauer 曾经证明，对于这些方程，$H=x^2+y^2-4x^2y^2$ 是一个李雅普诺夫函数(Lyapunov function)，那就是说，$dH/dt\leqslant 0$。因此内部不动点是渐近稳定的(如图 45b 所示)。Hofbauer 进一步证明，如果博弈回报矩阵中的所有数值都为正，那么方程组(J. 1)就会收敛于该不动点。

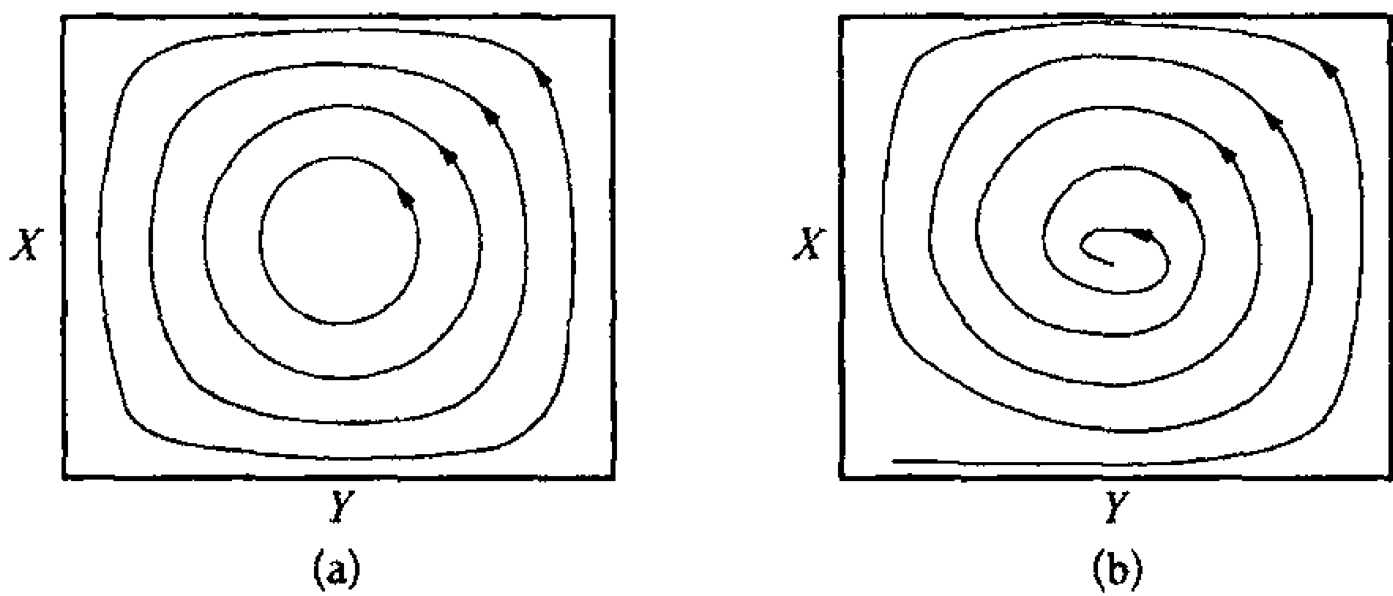


图 45　两策略非对称博弈的动态变化。(a)图描述了方程组(J. 2)的情况；(b)图描述了方程组(J. 1)的情况。

不幸的是，得出这种类型的博弈必然会达致一个稳定的多态这一结论并不可靠。如果在物种世代之间相互隔离的情况下，用差分方程来替代上述微分方程，那么就会像时间滞后的情形一样，存在一个很强的失稳效应。于是我们能够肯定的是这样的博弈可能导致振荡的行为。至于这样的振荡会趋于收敛还是导致发散则随着情况的不同而不同。

十一、重复博弈的囚徒困境

囚徒困境的博弈如表 36 所示。这场竞争由相同的两个局中人之间展开的一系列博弈所构成。在每一次博弈之后，下一场博弈出现的概率

是 w。这样,每场竞争所包含博弈的期望次数为 $1+w+w^2+\cdots=1/(1-w)$。

表 36　囚徒困境博弈

		参与者B 合作 C	参与者B 背叛 D
参与者 A	合作 C	R	S
	背叛 D	T	P

这一博弈由 $T>R>P>S$ 定义。同时假定 $2R>T+S$;这就保证了每一位选择合作的参与人可以得到比二者参与人分别选择合作与背叛的更大的支付。

以牙还牙的策略,即 TFT 策略,在第一次博弈中采取策略 C,而在后继的所有博弈中,参与者都会采取对手在前一次博弈中所实施的策略。Axelrod (1981)证明只要博弈的次数足够多,那么策略 TFT 能够抵抗所有其他策略的侵害,是博弈的一个 ESS。

首先我们要说明的是,我们只需要考虑以下几种可选的策略序列,那就是 *CCCC*……、*DDDD*……以及 *DCDC*……这是因为除了这些策略之外,其他所有的策略在面对 TFT 策略时有没有更好的表现。

首先我们注意到 TFT 只有对博弈的一期记忆,并且在任何时刻,后继博弈的期望次数总是一个常数。如果 I 是面对 TFT 策略所采取的一个策略序列,在任何时刻 I 采取一次 C 策略就可以把整场竞争回复到最初状态。同样地,如果 I 采取的第一个策略是 D,在以后任意时刻实施一次 D 策略也可以把整场竞争恢复到最初状态。

其次我们注意到如果 I 是 TFT 策略的最优反应,那么当最初的状态不断出现时,它必须采取第一步行动时它所采取的策略。如果在那个状态下存在一个更好的策略,那么它应该在一开始就采取过。

于是我们得到一个最优反应必须具备下列三种形式之一:

(1) 首先采取策略 C,于是最初的状态在第二次博弈中得以重复,并且策略 C 必须再次实施,并一以贯之。也就是说采取策略序列是

CCCC……

(2) 首先采取策略 D,然后选择策略 C。于是最初的状态在第三次博弈中得以重复,并且策略 D 必须再次实施,并按此规则一直进行。也就是说采取策略序列是 DCDCDC……

(3) 首先采取 D 策略,并且继续采取 D 策略,于是最初的状态在第三次博弈中得以重复,并且 D 会被一直实施下去。也就是说采取策略序列是 DDDD……

现在,我们容易看出在三种可选择情形中,那一种场合可以侵害种群。

TFT 策略面对其自身所得回报为:

$$R + wR + w^2R + \cdots = R/(1-w);$$

策略 CCCC……面对 TFT 策略所得回报与上式相同,所以 CCCC……不可能侵害种群;

策略 DCDCDC……面对 TFT 策略所得回报为:

$$T + wS + w^2T + w^3S + \cdots = (T + wS)/(1-w^2)$$

策略 DDDD……面对 TFT 策略所得回报为:

$$T + wP + w^2P + \cdots = T + wP/(1-w)$$

倘若不等式 $R/(1-w) \geqslant (T+wS)/(1-w^2)$ 以及 $R/(1-w) \geqslant T+wP/(1-w)$ 成立,那么 TFT 就是一个 ESS。这就是要求

$$w \geqslant \frac{T-R}{R-S} \text{ 且 } w \geqslant \frac{T-R}{T-P}$$

于是,如果 w 足够大,那么以牙还牙策略就一定是博弈的 ESS。

主要术语解释

“策略(strategy)”是指，一个个体在自己所知的处境中，对它将采取的行动作出的一个设定。一个策略可能是“纯”的也可能是“混合”的，后一种情形表明在行为设定中存在随机性的因素。

“行动(action)”是指，在一个特定的情形中，个体所表现的行为。

“非对称”的竞争是这样一种博弈，其中在同一类竞争者之间存在“角色(role)”上的差异，使得竞争者中的任意一个可以采取策略“如果处于角色 1，则采取策略 A；如果处于角色 2，则采取策略 B”。显然，所处的角色必须为竞争者自身所感知，否则角色的差异就不会导致行为的不同。诸如雄性和雌性、所有者和入侵者都是非对称竞争的例子。内在假设是决定一个个体所处角色的遗传环境或者自然环境与决定个体采取何种策略的基因是独立的。

“对称”的竞争是指没有角色差异的博弈。

“支付”$E(A,\ B)$，是指在对手采取策略 B 的情况下，竞争者采取策略 A 所带来的适应度变化的期望值。

如果一个种群在受到干扰之后，并假设该干扰不是很大，自然选择将其遗传组成恢复到原来的状态，那么我们就说这个种群处于一个“演化稳定的状态”之中。这样的一个种群可以是遗

传同态的，也可以是遗传多态的。

"ESS"或称"演化稳定策略"是指这样一个策略，如果整个种群的每一个成员都采取这个策略，那么不存在一个具有突变特征的策略能够侵犯这个种群。对于扩展的全面树敌模型，一个 ESS 必须满足条件(2.4a，b)。关于这个定义有两点需要我们注意：第一点，如果稳定性要求存在一个有纯策略构成的混合策略，那么个体必须采取这一个合适的混合策略，一个遗传多态的种群可能处于一种演化稳定状态，但是严格地说，没有一个个体采取了 ESS；第二点，我更喜欢把 ESS 定义为一个不可侵犯的策略，而不把它看作一个满足某些特定数学条件的策略。但是，在某些情形中，把 ESS 看成任何满足条件(2.4a，b)的策略将是十分方便的。我希望在正文的论述中能够澄清在使用这一术语时其背后的含义。

参考文献

Abegglen, J.-J. (1976). On socialization in hamadryas baboons. Ph. D Thesis, University of Zurich.

Alcock, J., Jones, C. E. & Buckman, S. L. (1977). Male nesting strategies in the bee *Centris pallida* Fox (Anthophoridae: Hymenoptera). *Am. Nat.* 111, 145-55.

Andersson, M. (1980). Why are there so many threat displays? *J. theor.* Biol. 86, 773-81.

Axelrod, R. (1981). The emergence of cooperation among egoists. *Am.* political Sci. Rev. (in press).

Axelrod, R. & Hamilton, W. D. (1981). The evolution of cooperation. Science, 211, 1390-6.

Bachmann, C. & Kummer, H. (1980). Male assessment of female choice in hamadryas baboons. Behav. ecol Sociobiol. 6, 315-21.

Baker, M. C. (1978). Flocking and feeding in the great tit Parus major — an important consideration. Am. Nat. 112, 779-81.

Baker, R. R. (1972). Territorial behaviour of the nymphalid butterflies, Aglais urticae (L.) and Inachis io (L.). J. AnOn. Ecol. 41, 453-69.

Baldwin, B. A. & Meese, G. B. (1979). Social behaviour in pigs studied by means of operant conditioning. Anita. Behav. 27, 947 - 57.

Balph, M. H. & Balph, D. F. (1979). On the relationship between plumage variability and social behaviour in wintering pine siskins (Carduelis pinus). Paper presented at XVIth International Ethological Conference.

Balph, M. H., Balph, D. F. & Romesburg, H. C. (1979). Social status signalling in winter flocking birds: an examination of a current hypothesis. The Auk, 96, 78 - 93.

Barnard, C. J. & Sibly, R. M. (1981). Producers andscroungers: a general model and its application to captive flocks of house sparrows. Anita. Behav. 29, 543 - 50.

Bateman, A. J. (1948). Intra-sexual selection in Drosophila. Heredity, 2, 349 - 68.

Bertram, B. C. R. (1976). Kin selection in lions and in evolution. In Growing Points in Ethology, ed. P. P. G. Bateson & R. A. Hinde, pp. 281 - 301. Cambridge University Press.

Birky, C. W. (1978). Transmission genetics of mitochondria and chloroplasts. A. Rev. Genet. 12, 471 - 512.

Bishop, D. T. & Cannings, C. (1978). A generalised war of attrition. J. theor. Biol. 70, 85 - 124.

Bishop, D. T, Cannings, C, & Maynard Smith, J. (1978), The war of atti'ition with random rewards. J. thecr. Biol. 74, 377 - 88.

Brockmann, H. J. & Dawkins, R, (1979). Joint nesting in a digger wasp as an evolutionarily stable preadaptation to social life. Behaviour, 71, 203 - 45.

Broekmann, H. J., Grafen, A. & Dawkins, R. (1979). Evolutionarily stable nesting strategy in a digger wasp. J. theor. BioL 77, 473 - 96.

Bruning, D. F. (1973). The greater rhea chick and egg delivery route. Nat. Hist, 82, 68 - 75.

Bull, J. J(1980). Sex determination in reptiles. Q. Rev. Biol. 55, 3 - 21. Burgess; J. W. (1976). Social spiders. Seient. Am. March, 100 - 6.

Bush, R. R. & Wilson, T. R. (1956). Two-choice behaviour of a paradise fish. J. exp. psychol. 51, 315 - 22.

Cade, W. (1979). The evolution of alternative male reproductive strategies in field crickets. In Sexual Selection and Reproductive Competition in Insects, ed. M. S. & N. A. Blum, pp. 343 - 79. Academic Press: New York.

Caryl, P. G. (1979). Communication by agonistic displays: what can game theory contribute to ethology? Behaviour, 68, 136 - 69.

Cavalli-Sforza, L. L. & Feldman, M. W. (1978). Darwinian selection and'altruism'. Theor. Pop. Biol. 14, 268 - 80.

Charlesworth, B. (1977). Population genetics, demography and the sex ratio. In Measuring Selection in Natural Populations, ed. F. B.

Christiansen & T. M. Fenchel, pp. 345 - 63. Springer-Verlag: Berlin.

- (1980). Evolution in Age-structured Populations. Cambridge University Press. Charnov, E. L. (1979). The genetical evolution of patterns of sexuality. Am. Nat. 113, 465 - 80.

- (1981). The Theory of Sex Allocation. Princeton University Press (in press).

Charnov, E. L. & Bull, J. J. (1977). When is sex environmentally determined? Nature, Lond. 7. 66, 828 - 30.

Charnov, E. L. , Gotshall, D. W. & Robinson, J. G. (1978). Sex ratio: adaptive response to population fluctuations in pandalid shrimp. *Science*, Wash. 200, 204 - 6.

Clarke, B. (1976). The ecological genetics of host-parasite

relationships, In Genetic Aspects of Host-Parasite Relationships, ed. A. E. R. Taylor & R. Muller, pp. 87 - 103. Blackwell: Oxford.

Clutton-Brock, T. H. & Albon, S. D. (1979). The roaring of red deer and the evolution of honest advertisement. Behaviour, 69, 145 - 70.

Clutton-Brock, T. H., Albon, S. D., Gibson, R. M. & Guinness, F. E. (1979). The logical stag: adaptive aspects of fighting in red deer (Cervus elaphvs L.). Anim. Behav. 27, 211 - 25.

Clutton-Brock, T. H., Harvey, P. H. &. Rudder, B. (1977). Sexualdimorphism, socionomic sex ratio and body weight in primates. Nature, Lond. 269, 797 - 9.

Collias, N. E. (1960). An ecological and functional classification of animal sounds. In Animal Sounds and Communication, ed. W. E. Lanyon & W, T. Tavolga, pp. 368 - 91. Am. Inst. Biol. Sci. Pub. No. 7. Washington.

Cosmides, L. M. & Tooby, J. (1981). Cytoplasmic inheritance and intragenomic conflict. J. theor. Biol. 89, 83 - 129.

Davies, N. B. (1978). Territorial defence in the speckled wood butterfly (Pararge aegeria): the resident always wins. Anita. Behav. 26, 138 - 47.

Davies, N. B. & Hailiday, T. M. (1978). Deep croaks and fighting assessment in toads Bufo bufo. Nature, Land. 274, 683 - 5.

Dawkins, R. (1976z). The Selfish Gene. Oxford University Press.

- (1980). Good strategy or evolutionarily stable strategy? In Sociobiology: beyond Nature [Nurture, ed. G. W. Barlow & J. Silverberg, pp. 331 - 67. Westview Press: Boulder.

Dawkins, R. & Brockmann, H. J. (1980). Do digger wasps commit the Concorde fallacy? Anita. Behav. 28, 8. 92 - 6.

Dawkins, R. & Carlisle, T. R. (1976). Parental investment, mate desertion and a fallacy. Nature. Lond. 262, 131 - 3.

Dingle, H. (1969). A statistical and information analysis of aggressive communication in the mantis shrimp Gonodactylus bredini Manning. Anita. Behav. 17, 561 - 75.

Dobzhansky, Th. (1951). Genetics and the Origin of Species, third edn. Columbia University Press.

Dominey, W. (1980). Female mimicry in. male bluegill sunfish — a genetic polymorphism? Nature, Lond, 284, 546 - 8.

Dow, M., Ewing, A. W. & Sutherland, I. (1976). Studies on the behaviour of cyprinodont fish 11I. The temporal patterning of aggression in Aphysemion striatum (Boulenger). Behaviour, 59, 252 - 68.

Dunham, D. W. (1966). Agonistic behaviour in captive rose-breastedgrosbeaks, (Pheucticus ludovicianus) (L.). Behaoiour, 27, 1601 - 73.

Eberhard, W. G. (1980a). Horned beetles. Seient. Am., March, 124 - 31.

-(1980b). Evolutionary consequences of organelle competition. Q. Rev. Biol. 55, 231 - 49.

Eigen, M. & Schuster, P. (1977). Emergence of the hypercycle. Naturwissenschaften, 64, 541 - 65.

Eshel, I. (1975). Selection on sex ratio and the evolution of sex-determination. Heredity, 34, 351 - 61.

-(1981a). Evolutionary and continuous stability. J. theor. Biol. (in press).

- (1981b). Evolutionary stable strategies and natural selection in Mendelian populations. Theor. Pop. Biol. (in press).

Feldman, M. W. & Cavalli-Sforza, L. L. (1976). Cultural and biological evolutionary processes, selection for a trait under complex transmission. Theor. Pop. Biol 9, 238 - 59.

Fischer, E. A. (1980). The relationship between mating system and simultaneous hermaphroditism in the coral reef fish, Hypoplectus nigrican(Scrranidae). Anita. Behav. 28, 620 - 33.

Fisher, RrA. (1930). The Genetical Theory of Natural Selection. Clarendon Press: Oxford.

Fretwell, S. D. (1972). Seasonal Environments. Princeton University Press. Fretwell, S. D. & Lucas, H. L. (1970). On territorial behaviour and other factors influencing habitat distribution in birds. Acta biotheor. 19, 16 - 36.

Frith, H. J. (1962). The Mallee-FowL Angus & Robertson: Sydney.

Gadgil, M. (1972). Male dimorphism as a consequence of sexual selection. Am. Nat. 106, 574 - 80.

Gale, J. S. & Eaves, L. J. (1975). Logic of animal conflict. Nature, Lond. 254, 463 - 4.

Geist, V. (1966). The evolution of horn-like organs. Behaviour, 27, 175 -213.

Geyl. P. (1949). The Revolt of the Netherlands. Jonathan Cape: London.

Ghiselin, M. T. (1969). The evolution of hermaphroditism among animals. Q. Rev. Biol. 44, 189 - 208.

Gould, S. J. & Lewontin, R. C. (1979). The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. Proc. R. Soc. B, 205, 581 - 98.

Grafen, A. (1979). The hawk — dove game played between relatives. Anita. Behav. 27, 905 - 7.

Grafen, A. & Sibly, R. M. (1978). A model of mate desertion. Anita. Behav. 26, 645 - 52.

Gross, M. R. & Charnov, E. L. (1980). Alternative male life histories in bluegill sunfish. Proc. nat. Acad. Sci. USA, 77, 6937 - 40.

Haigh, J. (1974). The existence of evolutionary stable strategies. Jı theor. Biol. ,47,219 - 21.

Haigh, J. & Rose, M. R. (1980). Evolutionary game auctions. J'. theor. Biol. 85,381 - 97.

Haldane, J. B. S. (1949). Disease and evolution. La Ricerca Scientifica Suppl. 19,68 - 76.

Hamilton, W. D. (1964). The genetical evolution of social behaviour. I and II. J. theor. Biol. 7,1 - 16;17 - 32.

- (1967). Extraordinary sex ratios. Science, Wash. 156,477 - 88.

- (1979). Wingless and fighting males in figwasps and other insects. In Seuual Selection and Reproductive Competition in Insects, ed. M. S. & N. A. Blum, pp. 167 - 220. Academic Press: New York.

Hamilton, W. D. & May, R. M. (1977). Dispersal in stable habitats. Nature, Lond. 269,578 - 81.

Hammerstein, P. (1981). The role of asymmetries in animal contests. Anita. Behav. 29,193 - 205.

Hammerstein, P. & Parker, G. A. (1981). The asymmetric war of attrition. J. theor. Biol. (in press).

Harley, C. B. (1981). Learning the eyolutionarrıy stable strategy. J. theor. Biol. 89, 611 - 33.

Hazlett. B. (1966). Faclors affecting the aggressive behaviour of the hermit crab Calcinus tibicen. Z. Tierpsychol. 23,655 - 71.

- (1972). Stimulus characteristics of an agonistic display of the hermit crab (Calcinus tibicen). Anita. Behav. 20,101 - 7.

- (1978). Shell exchange in hermit crabs: aggression, negotiation or both? Anırn. Behav. 26,1278 - 9.

- (1980). Communication and mutual resource excha. 'ge in North Florida hermit crabs. Behav. Ecol. Sociobiol. 6,177 - 84.

Hazlett, B. & Bossert, W. H. (1965). A statistical analysis of the

aggressive communications systems of some hermit crabs. Anita. Behao. 13, 357 - 73.

Heller, R. & Milinsky, M. (1979). Optimal foraging of sticklebacks on swarming prey. Anita. Behav. 27, 1127 - 41.

Heyman, G. M. (1979). Markov model description of changeover probabilities on concurrent variable interval schedules. J. exp. Analysis Behav. 31, 41 - 51.

Hines, W. G. S. & Maynard Smith, J. (1979). Games between relatives. J. theor. Biol. 79, 19 - 30.

Hirschleifer, J. (1980). Evolutionary Models in Economics and Law: Cooperation versus Conflict Strategies. Dept of Economics, University of California, Los Angeles, Working Paper No. 170.

Hogan-Warburg, A. J. (1966). Social behaviour of the ruff, Philomachus pugnax (L.) Ardea, 54, 109 - 229.

Hrdy, S. B. (1974). Male-male competition and infanticide among the langurs (Presbytis entellus) of Abu, Rajasthan. Fiola primatol. 22, 19 - 58.

Hyatt, G. W. & Salmon, M. (1978). Combat in the fiddler crabs Uca pugilator and U. pugnax: a quantitative analysis. Behaviour, 65, 182 - 211.

Jakobsson, S., Radesater, T. & Jarvi, T. (1979). On the fighting behayiourof Nannacara anomala (Pisces, Cichlidae) ♂ ♂. Z. Tierpsychol. 49, 210 - 20.

Jones, A. R. (1980). Chela injuries in the fiddler crab, Uca burgersi Hohhuis. Mar. Behav. Physiol. 7, 47 - 56.

Jones, J. W. (1969). The Salmon. Collins: London.

Kallman, K. D., Schreibman, M. P. & Borkoski, V. (1973). Genetic control of gonadotrop differentiation in the platyfish. Xiphophorus maculatus (Poeciliidae). Science, Wash. 181, 678 - 80.

Kalmus, H. (1941). Defence of source of food by bees. Nature, Lond. 148,228.

Kirkpatrick,M. (1982). Sexual selection and the evolution of female choice. Evolution. 36,(in press).

Kluijver,H. N. (1951). The population ecology of the great tit, Parus m. major L. Ardea,39,1-135.

Krebs,J. R. , Kacelnik, A. & Taylor,P. (1978). Optimal sampling by foraging birds: an experiment with great tits (Parus major). Nature. Lond. 275, 27-31.

Kummer. H. ,Gotz,W. & Angst,W. (1974). Triadic differentiation: an inhibitory process protecting pair bonds in baboons. Behaciour 49, 62-87.

Lack. D. (1968). Ecological A daptations for Breeding in Birds. Methuen: London.

Lande, R. (1981). Models of speciation by sexual selection on polygenic traits. Proc. nat. Acad. Sci. USA,78,3721-5.

Lawlor, L. R. & Maynard Smith, J. (1976). The coevolution and stability of competing species. Am. Nat. 110,79-99.

Leigh,E,G. ,Charnov,E. L. & Warner,R. R. (1976). Sex ratio, sex change, and natural selection. Proc. nat. Acad. Sci. USA, 73, 3656-60.

Lewontin,R. C. (1961). Evolution and the theory of games. J. theor. Biol. 1,382-403.

Lloyd. D. G. (1977). Genetic and phenotypic models of natural selection. J. theor. Biol, 69,543-60.

Luce,R. D. & Raiffa. H,(1957). Games and Decisions. Wiley: New York.

Lumsden,C. J. & Wilson,E. O. (1981). Genes,Mind, and Culture. Harvard University Press.

MacArthur, R. H. (1965). Ecological consequences of natural selection. In Theoretical and Mathematical Biology, ed. T. Waterman & H. Horowitz, pp. 388 - 97. Blaisdell: New York.

Maynard Smith, J. (1956). Fertility, mating behayiour and sexual selection in Drosophila subobscura. J. Genet. 54, 261 - 79.

- (1958). The Theory of Evolution. Penguin Books: Harrnondsworth.

-(1974). The theory of games and the evolution of animal conflicts. J. theor. Biol. 47, 209 - 21.

- (1977). Parentalinvestment: a prospective analysis. Anita. Behav. 25, 1 - 9.

- (1978). The Evolution of Sex. Cambridge University Press.

- (1980). A new theory of sexual investment. Behav. Ecol. Sociobiol. 7, 247 - 51.

- (1981). Will a sexual population evolve to an ESS? Am. Nat. 117, 1015 - 18.

Maynard Smith, J, & Parker, G. A. (1976). The logic of asymmetric contests. Anita. Behav. 24, 159 - 75.

Maynard Smith, J. & Frice, G. R. (1973). The logic of animal conflict. Nature, Lond. 246, 15 - 18.

Maynard Smith, J. & Sondhi, K. C. (1960). The genetics of a pattern. Genetics, 1039 - 50.

McFarland, D. J. (1974). Time-sharing as a behavioural phenomenon. Advances in the Study of Behaviour, 5, 201 - 25.

Michener, C. D. (1974). The Social Behaviour of the Bees. Belknap: Cambridge, Mass.

Milinsky, M. (1979). An evolutionarily stable feeding strategy in sticklebacks. Z. Tierpsychol. 51, 36 - 40.

Mirmirani, M. & Oster, G. (1978). Competition, kin selection and evolutionary stable strategies. Theor. Pop. Biol. 13, 304 - 39.

Morton, E. S. (1977). On the occurrence and significance of motivation-structural rules in some bird and mammal sounds. Am. Nat. 111,855 - 69.

Mutton, R. K., Westwood, N. J. & Isaac. son, A. J. (1964). A preliminary investigation of the factors regulating population size in the woodpigeon, Columba palumbus. Ibis,106, 482 - 507.

Norman, R. F., Taylor, P. D. & Robertson, R. J. (1977). Stable equilibrium strategies and penalty functions in a game of attrition. J. theor. Biol. 65,571 - 8.

Orlove, M. J. (1979). Putting the diluting effect into inclusive fitness. J. theor. Biol. 78,449 - 50.

Packer, C. (1977a). Inter-troop transfer and inbreeding avoidance in Popio anubis in Tanzania. Ph. D. thesis, University of Sussex.

-(1977b). Reciprocal altruism in Papio anubis. Nature, Lond. 265,441 - 3.

Parker, G. A. (1970a). The reproductive behaviour and the nature of sexualselection in Scatophaga stercoraria L. (Diptera: Scatophagidae). II. The fertilization rate and the spatial and temporal relationships of each sex around tbe site of mating and oviposition. J. Anim. Ecol. 39,205 - 28.

-(1970b). The reproductive behaviour and the nature of sexual selection in Scatophaga stercoraria L. (Diptera: Scatophagidae). iv. Epigamic recognition and competition between maies for the possession of females. Behaviour,37,113 - 39.

- (1974a). The reproductive behaviour and the nature of sexual selection in Scatophaga stercoraria L. Ix. Spatial distribution of fertilisation rates and evolution of male search strategy within the reproductive area. Evolution,28,93 - 108.

-(1974b). Assessment strategy and the evolution of animal conflicts. J.

theor. Biol. 47,223 - 43.

- (1974c). Courtship persistence and female g, uarding as male timeinvestment strategies. Behaviour,48,157 - 84.

- (1978). Selection on non-random fusion of gametes during the evolution ofanisogamy. J. theor. Biol. 73,1 - 28.

- (1979). Sexual selection and sexual conflict. In Sexual Selection and Reproductive Competition in Insects, ed. M. S. & N. A. Blum, pp. 123 - 66. Academic Press: New York.

Parker,G. A. ,Baker, R. R. & Smith,V. G. F. (1972). The origin and evolution of gamete dimorphism and the male-female phenomeno. J. theor. Biol. 36, 529 - 53.

Parker, G. A. & Rubinstein, D. I. (1981). Rote assessment, reserve strategy, and acquisition of information in asymmetric animal conflicts. Anita. Behav. 29,135 - 62.

Parker,G. A. & Thompson, E. A. (1980). Dung Ay struggles: a test of the war of attrition. Behav. Ecol. Sociobiol. 7,37 - 44.

Perrill, S. A. , Gerhardt, H. C. & Daniel, R. (1978). Sexual parasitism in the green tree frog(Hyla cinerea). Science. Wash. 200, 1179 - 80.

Poole,J. H. & Moss,C. J. (1981). Musth in the African elephant. Loxodonta africana. Nature, Lond. 292,830 - 1.

Rand,W. M. & Rand,A. S. (1976). Agonistic behaviour in nesting iguanas: a Stochastic analysis of dispute Settlement dominated by the minimization efenergy'costs. Z. Tierpsychol. 40,279 - 99.

Raup, D. M. (1966). Geometric analysis of shell coiling: general problems. J. Palaeoniol. 40, 1178 - 90.

Ridley,M. (1978). Paternal care. Anita,Behav. 26, 904 - 32.

Riechert,S. E. (1978). Games spiders play: behavioural variability in territorial disputes. Behav. Ecol. Sociobiol. 3,135 - 62.

- (1979). Games spiders play: II. Resource assessment strategies. Behav. Ecol. Sociobiol. 6,121 - 8.

-(1981). Spider interaction Strategies: communication vs coercion. In Biology, of Spider Communication, ed. P. N. Witt & J. Rovner. Princeton Uhiversity Press, (in press).

Riley, J. G. (1978). Evolutionary Equilibrium Strategies. Dept of Economics, University of California, Los Angeles, Working Paper No. 109.

Roberts, W. A (1966). Learning and motivation in the immature rat. Am. J. Psychol. 79,3 - 23.

Rohwer, S. (1977). Status signalling in Harris sparrows: some experiments in deception. Behaviour, 61, 107 - 29.

Rohwer, S. & Ewald, P. W. (1981). The cost of dominance and advantage of subordinance in a badge signalling system. Evolution, 35,441 - 54.

Rohwer, S. Ewald, P. W. & Rohwer, F. C. (1981). Variation in size, appearance and dominance within and between the sex and age classes of Harris' sparrows. Bird Banding, (in press).

Rohwer, S. & Rohwer, F. C. (1978). Status signalling in Harris sparrows: experimental deceptions achieved. Anim. Behav. 26,1012 - 22.

Schuster, P. & Sigmund, K. (1981). Coyness, philandering and stable strategies. Anim. Behav. 29,186 - 92.

Scudo, F M. (1964). Sex population genetics. Ric. Sci. 34,93 - 146.

Selander, R. K. (1972). Sexual selection and dimorphism in birds. In Sexual Selection and the Descent of Man, ed. B. Campbell, pp. 180 - 230. Heinemann: London.

Selten, R. (1975). Bargaining under incomplete information — a numerical example. in Dynamische Wirtschafts-analyse, ed. O.

Becker & R. Richter, pp. 203 - 32. J. C. B. Mohr: Tubingen.

- (1980). A note on evolutionarily stable strategies in asymmetric animal conflicts. J. theor. Biol. 84, 93 - 101.

Shaw, R. F. & Mohier, J. D. (1953). The selective advantage of the sex ratio. Am. Nat. 87, 337 - 42.

Sigurjónsdóttir, H. & Parker, G. A. (1981). Dung fly struggles: evidence for assessment strategy. Behav. Ecol. Sociobiol. 8, 219 - 30.

Simpson. M. J. A. (1968). The display of Siamese fighting fish, Betta splendens. Anim. Behav. Monog. 1, 1 - 73.

Slatkin, M. (1979). The evolutionary response to frequency- and density-dependent interactions. Am. Nat. 114, 384 - 98.

Slatkin, M. & Wilson, D. S. (1979). Coevolution in structured demes. Proc. nat. Acad. Sci. USA, 76, 2084 - 7.

Slobodkin, L. B. & Rapoport, A. (1974). An optimal strategy of evolution. Q. Rev. Biol. 49, 181 - 200.

Spurway, H. (1949). Remarks on Vavilov's law of homologous variation. La Ricerca Scientifica Suppl. 19, 3 - 9.

Stearns, S. C. (1976). Life history tactics: a review of the ideas. Q. Rev. Biol. 51, 3 - 47.

Stokes, A. W. (1962a). Agonistic behaviour among blue tits at a winter feeding station. Behaviour, 19, 118 - 38.

- (1962b). The comparative ethology of great, blue, marsh and coal tits at a winter feeding station. Behaviour, 19, 208 - 18.

Taylor, P. D. & Jonker, L. B. (1978). Evolutionarily stable strategics and game dynamics. Math. Biosc. 40, 145 - 56.

Trivers, R. L. (1971). The evolution of reciprocal altruism. Q. Rev. Biol. 46, 35 - 57.

- (1972). Parental investment and sexual selection. In Sexual Selection and the Descent of Man, ed. B. Campbell, pp. 136 - 79. Heinemann: London.

- (1974). Parent-offspring conflict. Am. Zool. 14,249 - 64.

Trivets, R. L. & Hare, H. (1976). Haplodiploidy and the evohition of the social insects. Science, Wash. 191,249 - 63.

Van Rhijn. J. G. (1973). Behavioural dimorphism in male ruffs Philomachus pugnax(L.). Behaviour, 47, 153 - 229.

Vehrencamp, S. L. (1979). The roles of individual, kin and group selectionin the evolution of sociality. In Social Behaviour and Communication, ed. P. Marler & J. Vandenbergh, pp. 351 - 94. Plenum Press: New York.

Von Neumann, J. & Morgenstern, O. (1953). Theory of Games and Economic Behaviour. Princeton University Press.

West-Eberhard, M. J. (1975). The evolution of social behaviour by kin selection. Q. Rev. Biol. 50, 1 - 33.

Wiese, L. (1981). On the evolution of anisogamy from isogamous monoecy and on the origin of sex. J. theor. Biol. 89, 573 - 80.

Wiese, L., Wiese, W. & Edwards, D. A. (1979). Inducible anisogamy and the evolution of oogamy from isogamy. Ann. Bot. 44, 131 - 9.

Wilson, D. S. (1980). The Natural Selection of Populations and Communities. Benjamin Cummings: California.

Wilson. E. O. (1978). On Human Nature. Harvard University Press.

Witham, T. G. (1980). The theory of habitat selection: examined and extended using Pemphigus. Am. Nat. 115, 449 - 66.

Zahavi, A. (1981). Natural selection, sexual selection and the selection of signals. Proc. 2nd Int. Congr. Syst. & Evol. Vancouver, Canada. 1980, (in press).

Zeeman, E. C. (1979). Population dynamics from game theory. Proc. Inl. Conf. G". obal Theory of Dynamical Systems. Northwestern: Evanston.

- (1981). Dynamics of the evolution of animal conflicts. J. theor. Biol. 89, 249 - 70.

主题索引

F＝图或者表格；n＝脚注；passım＝在各处的提及。

actıon：行动

explanatıon of actıon，204，行动的解释

range of action durıng contest，149，在竞争中的行动范围

acts：行动

scale of aggression of acts，149，进攻性行动的范围

“adaptatıonıst programme”：适应性程序

age class：年龄段

unınvatable age class，144，不可侵犯的年龄段

aggressıveness：进攻性

scale of ıncreasıng aggressiveness，149，不断增强的进攻规模

Agelenopsıs aperta ：漏斗网蜘蛛

contest of behavıour ın Agelenopsis aperta，115－22，漏斗网蜘蛛的竞争行为

habıtat of Agelenopsıs aperta，77，漏斗网蜘蛛的行为习惯

model contest ın Agelenopsıs aperta，188，120，对漏斗网蜘蛛竞争的建模

value of web and content costs Agelenopsis aperta, 118,漏斗网蜘蛛的蛛网价值以及甘愿接受的成本
agonistic encounters：竞争性遭遇战
agonistic encounters in Stone's sheep, 110,黑大角绵羊的案例中的竞争性遭遇战
allele, 21, 40, 48, 179,等位基因
at sex-linked locus allele,87,位于伴性座位的等位基因
altruism：(动物的)利他主义
reciprocal altruism,170,174,互惠利他主义
analysis of pairwise contests：成对竞争的分析
analysis of pairwise contests between animals, 2,动物之间的成对竞争的分析
ancestral population：祖先种群
state of ancestral population, 8,祖先种群的状况
animals：动物
analysis of pairwise contests in animals, 2,动物中成对竞争的分析
behaviour of animals, 177,动物的行为
fighting behaviour of animals, 3,动物的争斗行为
set of possible behaviour in animals,58,动物可以选择的行为集合
animal contests：动物竞争
information transfer in animals contests, 148 - 51,在动物竞争中的信息传递
anisogamy, 3, 53,异配生殖
evolution of anisogamy, 47 - 53,异配生殖的演化
anisogamy of phenotype, 43,异配生殖的表现型
anisogamy problem, 197,异配生殖问题
Announcer-Dove-Cheater game, 165F：告知者—鸽策略者—诈骗者博弈
aphid, 92,蚜虫
asexual reproduction, 20 - 2,无性生殖

assessment：评估
assessment in animal contests, 107, 在动物竞争中的评估
assessment of resource-holding power, 114, 150, 对资源把持能力的评估
phase of assessment, 106, 评估阶段
size assessment, 109, 对体型大小的评估
assessor, 108, 114, 评估者
assessor factors favouring as ESS, 109, 评估者偏好的 ESS
assessor ES, 109, 评估者 ES
assessor strategy, 109, 110, 评估者策略
assortative mating, 133, 协调的交配
asymmetric contest, 22–3, 114, 非对称竞争
explanation of asymmetric contest, 204, 对非对称竞争的解释
uncorreclated asymmetric contest, 95, 不相关的非对称竞争
asymmetric games, 200, 非对称博弈
classification and examples of asymmetric games, 106–22, 非对称博弈的分类和案例
asymmetric games with cyclic dynamics, 199–202, 具有周期动态的非对称博弈
ownership asymmetric games, 94–105, 所有权的非对称博弈
payoff matrix for asymmetric games, 200, 非对称博弈的回报矩阵
sex and generation asymmetric games, 123–39, 性别和世代的非对称博弈
two-strategy asymmetric games, 201, 两策略非对称博弈
asymmetry：非对称性
asymmetry of size and ownership, 122, 体型大小和所有权的非对称性
uncorrelated asymmetry, 95, 124, 不存在相互关系的非对称性
attractor, 19, 引起注意的人

baboon，学名：*Papio anubis*：狒狒

bargaining，147－66，讨价还价、议价

battle of the sexes，131，200，性别战

bauplan，7，生物建构蓝图

beetle：甲虫

  horned beetle，学名：*Podischuus agenor* 有角的甲虫

bees：蜜蜂

  Caucasian bees，97，高加索蜜蜂

  Centris pallida bees，72－3，76，114，螫针蜂

  Itallian bees，97，意大利蜜蜂

behaviour：行为

  change in behaviour，148，行为的变化

  behaviour in contest，110，竞争行为

  cyclic with internal stationary point behaviour，201，具有内部不动点行为的循环现象

  honest behaviour，156，诚实的行为

  initial behaviour，61，最初的行为

  instinctive behaviour，67，本能的行为

  learnt behaviour，67，学习的行为

  optimal behaviour，62，最优的行为

  oscillatory behaviour，202，振荡的行为

  set of possible behaviour，58，可行行为的集合

  territorial behaviour，98－9，领土行为

  variable behaviour，68，69，86，变异的行为

Bishop and Canning's theorem，15，29，58，181，192，196；Bishop-Canning 定理

black hamlet，学名：*Hypoplectus nigricans*：黑色哈姆雷特鱼

bluff：诈骗

bluff as transitory phenomenon, 151, 156,虚张声势或炫耀性现象诈骗

Bourgeois stratery, 22. 94,所有者策略

breeding success: 繁殖成功率

breeding success in birds,37,鸟类的成功繁殖率

breeding success of population,143,种群的成功繁殖率

Bufo bufo: 蟾蜍

Bufo bufo croak in flight assessment, 112 - 14,蟾蜍鸣叫声的信号

butterflies: 蝴蝶

peacock butterflies, 99 - 100,孔雀蝴蝶

speckled wood butterflies, 98 - 9,斑点木蝴蝶

swallowtail butterflies, 99,燕尾蝴蝶

CH, see conditional Hawk: 条件鹰策略

CSS, see culturally stable strategy: 文化的演化稳定策略

Carduelis pinus, 86,松木金翅雀

Cassin's finch (carpodacus cassinii), 85: 卡森氏雀类

Cevous elaphus, 140, 141, 142, 148,马鹿

Cevous elaphus contests between males,111,雄性马鹿之间的竞争

escalated fights in Cevous elaphus,111,马鹿的升级战斗

roaring in Cevous elaphus,马鹿的吼叫

Cevus elaphus assessment of fighting ability,110 - 14,马鹿对战斗力的评估

Chlamydomonas chlamydogma, 49,衣藻

Chlamydomonas chlamydogma moewusii, 49,moewusii 衣藻

Chlamydomonas chlamydogma reinhardtii, 49,莱茵,衣藻

Chlamydomonas sp. : 衣滴虫

clones in Chlamydomonas sp. ,49,衣滴虫中的克隆

macrogametes in Chlamydomonas sp. , 49, 51, 52, 53,衣滴虫中的

大配子
microgametes in Chlamydomonas sp. , 49, 51, 53, 衣滴虫中的小配子
mitosis in Chlamydomonas sp. ,49,衣滴虫中的间接核分裂
cichlid, 150,丽鱼科鱼
clones: 克隆
clones inChlamydomonas sp. , 49,衣滴虫的自行克隆
commitment, 147 - 66,承诺
concurrent variable game, 64 - 7,协作可变的博弈
conditional Hawk (CH), 118: 条件鹰策略
conflict: 冲突
conflict between genes, 123,基因之间的冲突
conflict male-female, 129,雌雄个体之间的冲突
conflict parent-offspring, 123,亲代子代之间的冲突
contest behaviour: 竞争行为
influence of asymmetry on contest behaviour, 115.不对称性对竞争行为的影响
contest behaviour in Agelenopsis, 115 - 17,漏斗网蜘蛛竞争行为
contests: 竞争
asymmetric contests, 22 - 3, 66, 121,不对称的竞争
contests between owner and intruder, 94,拥有者与入侵者之间的竞争
contests between male dung flies, 33,雄性苍蝇之间的竞争
contests between relatives, 176,亲缘个体之间的竞争
contests sexes, 141,性别竞争
contests sexes of Hamadryas baboon, 97 - 8,阿拉伯狒狒的性别竞争
compromise in contests, 159,竞争中的妥协
escalated contests, 22, 36, 66, 68, 94, 101, 119, 151, 152,升级战

斗的竞争
intruder in contests, 94, 95, 96,竞争中的入侵者
pairwise contests, 23, 31, 35, 56, 76, 77, 141, 142, 174, 175, 191,成对竞争
symmetric contests, 22 - 3,对称竞争
cooperation: 合作
evolution of cooperation, 167 - 73,合作的演化
repuirements for cooperation,169 - 70,合作的要求
crab: 蟹
fiddler crab, 115,招潮蟹
cricket, 89: 蟋蟀
culturally stable strategy (CSS), 54, 80,文化稳定策略

DSS, 见 developmentally stable strategy,发育稳定策略
Darwinian fitness: 达尔文适应度
Darwinian fitness of an individual, 11,一个个体的达尔文适应度
deer: 鹿
red deer, 学名: *Cervus elaphus* 马鹿,赤鹿
developmental constraints, 5,发育约束
developmentally stable strategy (DSS), 54,发育稳定策略
dimorphism, 90,二态性
evolutionarily stable dimorphism, 87,演化稳定的二态性
dimorphism in primates, 9,灵长目动物中的二态性
sexual(in ruff)dimorphism, 88,性二态性
diploid inheritance: 倍数染色体遗传
sexual diploid inheritance, 40,有性倍数染色体遗传
two-strategy game with diploid inheritance, 40 - 3,倍数染色体遗传的两策略博弈
diploid population: 多倍体种群

infinite radnim-mating in diploid population,40,在多倍体种群中的无限随机交配
dispersal：动物散布
evolution of dispersal，1,动物散布的演化
dispersal in a uniform environment，92－3,在一致不变环境下的动物散布
dispersal behaviour：动物散布行为
dispersal behaviour in birds，1,鸟类散布行为
displacement：位置转换
sequential displacement,序贯的位置转换
displacement in social spider,96,群居蜘蛛的位置转换
display，149,炫耀行为
display during contest，12,在竞争过程中的炫耀行为
display with varying intensity，154,不同强度的炫耀行为
Dove（D，12，40)：鸽策略者
Dove v. Dove，13：鸽策略者对鸽策略者的博弈
dung fly，学名：*Scatophaga stercoraria*：粪蝇

ESS，见 evolutionarily stable strategy：演化稳定策略
egg-trading，3，160：卵细胞交易
definition of(in black hamlet)egg-trading,159,卵细胞交易的定义
element：因素
stochastic element,15,随机因素
elephant：象
African elephant 非洲象
musth(i. e. state of frenzy)in elephant，161,公象的发情期
environmental：环境的
environmental dispersal in，92－3,在某种环境下的动物散布
equilibrium：均衡

stable equilibrium, 42,稳定的均衡
equilibrium strategy, 29,均衡策略
unstable equilibrium, 42,不稳定的均衡
escalated contest, 12, 22, 36, 94, 101, 109, 151, 152, 158: 升级的战斗
escalated fight, 108, 147: 升级的争斗
escalated fight in Hamadryas baboon, 98,在阿拉伯狒狒中升级的争斗
escalated fight in red deer,111,在赤鹿中升级的争斗
escalation region, 119: 升级战斗的区域
Euphesiopteryx ochracea, 89,寄生的苍蝇
evolution: 演化
evolution of anisogamy, 47 - 53,异配生殖的演化
evolution of cooperation, 167 - 73,合作的演化
evolution of dispersal, 1,动物散布的演化
general theory of evolution, 8,演化的通用理论
method of modeling evolution, 1,演化的建模方法
evolution at phenotypic level, 1,在表现型水平上的演化
evolution of polygynous mammals, 3,一雄多雌的哺乳动物的演化
population dynamics and stability in evolution, 2,种群在演化中的动态和稳定性
evolution of sex ratio, 2, 45,性别比的演化
specific theory of evolution, 8,关于演化的具体理论
evolution of territorial behaviour, 153 - 9,领土行为的演化
evolution of wing form, 1,鸟翼形状的演化
evolutionarily stable (ES) learning rule, 56, 57, 59, 67, 176: 演化稳定的学习策略
evolutionarily stable strategy (ESS), 在本书中到处可见: 演化稳定策略
asymmetric evolutionarily stable strategy, 132 非对称的演化稳定

策略

common-sense evolutionarily stable strategy, 102, 104, 105,常识的演化稳定策略

explanation of evolutionarily stable strategy,204,演化稳定策略的解释

learning the evolutionarily stable strategy, 54 - 67,对演化稳定策略的学习

mixed evolutionarily stable strategy, 16, 17, 19, 29, 30, 43, 68 - 107 各处, 162 - 204 各处,混合演化稳定策略

paradoxical evolutionarily stable strategy, 102, 103, 104, 105, 125,悖论式的演化稳定策略

pure evolutionarily stable strategy, 16, 102, 178,纯演化稳定策略

evolutionarily stable strategy from recurrence equations, 198 - 9,从递归方程中得到的演化稳定策略

rule for evolutionarily stable strategy, 56, 57, 67,演化稳定策略的规律

strong evolutionarily stable strategy, 186, 187,强演化稳定策略

weak evolutionarily stable strategy, 186, 187,弱演化稳定策略

evolutionary game theory, 175,演化博弈论

evolutionary game theory and population genetics, 178,演化博弈论和种群遗传学

extinction of species: 物种的灭绝

probability of extinction of species, 2,物种灭绝的可能性

fighting behaviour: 争斗的行为

fighting behaviour in animals, 3,动物的争斗行为

finite population games, 20,有限种群博弈

figwasp, 86 - 7: 掘土蜂

fish: 鱼

Aphsemion striatum fish, 149-50, Aphsemion striatum 鱼
Betta splendens fish, 149, 搏鱼
fitness: 适应度
Darwinian fitness, 3, 197, 达尔文适应度
fitness of individuals, 30, 50, 个体适应度
neighbour modulated fitness, 191, 邻居调整的适应度
personal fitness, 191, 个人的适应度
zero fitness, 38 零适应度
fitness matrix, 193: 适应度矩阵
derived inclusive fitness matrix, 176, 推导得到的综合适应度矩阵
fitness matrix for sex ratio game, 25, 性别比博弈的适应度矩阵
fitness matrix for two-strategy game, 193, 两策略博弈的适应度矩阵
flocks: 动物群体
status in flocks, 82-6, 动物群体中的地位
fly: 苍蝇
fly dung, 学名: *Scatophaga stercoraria* 粪蝇
free distribution: 自由分配
ideal free distribution, 63, 90-2, 理想的自由分配
frequency-dependent contest, 30 34, 75, 频度依赖的竞争
frequency-dependent fitness, 3, 197, 频度依赖的健康
frequency-dependent game, 55, 56, 57, 66, 频度依赖的竞赛
frequency-dependent mating success, 89, 频度依赖的成功交配
frequency-dependent payoff, 69, 频度依赖的支付
frequency-dependent selection, 4, 86, 89, 151, 174: 频度依赖的选择
frequency-independent game, 55-66 各处频度独立的竞赛
frog: 蛙
green tree frog, 78-9 绿树蛙

game: 博弈

game against nature,140,与自然的博弈

Announcer-Dove-Cheater game, 165,告知者—鸽策略者—欺骗者博弈

asymmetric game, 37, 66,非对称博弈

classification and examples of asymmetric game, 106 - 22,非对称博弈的分类和案例

asymmetric game with cyclic dynamics, 199 - 202,具有循环动态的博弈

ownership in asymmetric game, 94, 105,非对称博弈中的所有权

sex and generation asymmetric game, 123 - 39,性别和世代的非对称博弈

two-strategy asymmetric game, 201,两策略非对称博弈

game between relatives, 191 - 4,亲缘个体之间的博弈

game of complete information, 152, 158,完全信息博弈

concurrent variable interval game, 64 - 7,同时变量的区间博弈

game with cyclic dynamics,130 - 1,具有循环动态的博弈

foraging game, 55 搜寻食物博弈

frequency-dependent game, 55, 56, 57, 66,频度/率依赖的博弈

frequency-independent game,55 - 66,频度独立的博弈

Hawk-Dove game, 5, 6, 11 - 20 各处, 22, 34, 62 - 3, 66, 68 - 94 各处, 101, 118, 162, 165: 鹰鸽博弈

asymmetric Hawk-Dove game, 101, 105,非对称鹰鸽博弈

Hawk-Dove game between relatives, 192F,亲缘个体之间的鹰鸽博弈

Payoff for Hawk-Dove game, 95,鹰鸽博弈的回报

Hawk-Dove game with diploid interitance, 42,两倍体遗传的鹰鸽博弈

Hawk-Dove-Assessor game, 108, 109,鹰—鸽—评估者博弈

Hawk-Dove-Bourgeois game, 22, 96, 99, 114, 168,鹰—鸽—所有

者博弈

Hawk-Dove-Retaliator game, 18, 19, 188, 189, 190,鹰—鸽—报复者博弈

Hawk-Dove-Retaliator-Bully game, 188, 190,鹰—鸽—报复者—欺软怕硬者博弈

game of imperfect information, 37,不完美信息博弈

game of incomplete information,152,153,158,162,不完全信息博弈

individual game, 55,个体博弈

mating game,55,交配博弈

game of opponent-independent costs, 141,对手代价独立的博弈

peck-order game, 55,啄食顺序博弈

population game, 55, 66,种群博弈

population finite game,20,有限种群博弈

population foraging game, 63-4, 65,种群搜寻食物博弈

Prisoner's Dilemma game, 162F, 166, 167, 168, 171, 174, 202F 囚徒困境博弈

asymmetric Prisoner's Dilemma game, 164,非对称囚徒困境博弈

commitment in Prisoner's Dilemma game, 163,非对称囚徒困境博弈中的承诺

reiterated Prisoner Dilemma game, 202-3,重复的囚徒困境博弈

repeated Prisoner Dilemma game, 164,重复囚徒困境博弈

game with random rewards, 106,随机回报的博弈

repeated game, 66,重复博弈

Rock-Scissors-Paper(R-S-P) game, 19, 20,石头—剪刀—布的博弈

sex-radio game, 24, 44, 186,性别比博弈

fitness matrix for sex-radio game, 25,性别比博弈的适应度矩阵

size game, 140-6, 144,体型大小博弈

allowance for sensecence size game, 146,考虑衰老因素的体型博弈

social contact game,173,社会契约博弈

symmetric game, 68, 94, 162, 200,对称博弈
territory game, 157F,领土博弈
two-armed bandit game, 61－2, 66,两个武装强盗的博弈
two-strategy game, 40－3, 180－2, 193F,两策略博弈
game theory: 博弈论
analysis of game theory, 136,博弈论分析
classical game theory, 2,经典博弈论
evolutionary game theory, 3, 8, 67, 68, 92,演化博弈论
field of application of game theory, 175－6,博弈论的应用领域
matrix notation for game theory, 180,博弈论的矩阵表示
game theory and population genetics, 175, 177,博弈论和种群遗传学
game theory model, 4, 5: 博弈论模型
gamete, 123: 配子
bipolarity of gamete, 48,二极配子
gap, 195, 196: 缺口
gasteropod shells, 7: 带壳的腹足纲软体动物
Gaussian curve, 136: 高斯曲线
genes: 基因
conflict between genes, 123,基因之间的冲突
cytoplasmic genes, 48,细胞质的基因
linkage disequilibrium in genes, 94,基因中的非均衡连锁反应
non-random association between genes, 133,基因之间的非随机联系
pleiotropism in genes, 94,基因多向性
genetic convariance, 133, 135,遗传协变性
genetic homozygote, 40, 76,同型结合体的遗传
genetic model: 遗传模型
genetic model for conflicts, 123,关于冲突的遗传模型

games with genetic model, 40 - 53,博弈的遗传模型

genetic model of population, 4,种群的遗传模型

genetic polymorphism, 4, 21, 43, 102,遗传多态性

stable genetic polymorphism, 16, 17, 43, 76, 78, 86,稳定的遗传多态性

genetic relatedness: 遗传相关性

degree of genetic relatedness, 20,遗传相关度

genotype, 16, 41: 基因型

homozygous genotype,178,179,同型结合体的基因型

Grafen condition, 191 - 2, 193,Grafen 条件

grosbeak: 松雀

evening grosbeak, 85,夜松雀

Gryllus integer, 89,蟋蟀

guarding: 监护的

guarding by single parent,127,单亲监护

Hamadryas baboon, 99: 阿拉伯狒狒

bonding in Hamadryas baboon, 99,阿拉伯狒狒间的合约

contest between males over females Hamadryas baboon, 97 - 8,雄性个体为争夺雌性阿拉伯狒狒而展开的竞争

escalated fight in Hamadryas baboon, 98,阿拉伯狒狒中的升级战斗

Harley's theorem,57: Harley 定理

Harris sparrow, 82 - 4, 161, 165, 166: 哈利斯麻雀

Harris sparrow colour of plumage, 68,哈利斯麻雀的毛色

Testosterone in Harris sparrow, 83,哈利斯麻雀的睾丸激素

Hawk (H), 12, 40: 鹰策略者

Hawk-Bully polymorphism, 191: 鹰策略者—欺软怕硬者的多态性

Hawk-Dove game, 5, 6, 11 - 20, 22, 34, 62 - 3, 66, 68 - 94, 101, 105,鹰鸽博弈

Hawk-Dove game with diploid interitance, 42,两倍体遗传的鹰鸽博弈

payoff for Hawk-Dove game, 95F,鹰鸽博弈的回报

Hawk-Dove game between relatives, 192F,亲缘个体之间的鹰鸽博弈

Hawk-Dove-Assessor game, 108, 109,鹰—鸽—评估者博弈

Hawk-Dove-Bourgeois game, 22, 96, 99, 114, 168 鹰—鸽—所有者博弈

Hawk-Dove model, 105,鹰鸽模型

Hawk-Dove phenotype, 41,鹰鸽表现型

Hawk-Dove-Retaliator game, 18, 19, 188, 189,鹰—鸽—报复者博弈

modified Hawk-Dove-Retaliator game, 190,修正的鹰—鸽—报复者博弈

Hawk-Dove-Retaliator-Bully game, 188, 190,鹰—鸽—报复者—欺软怕硬者博弈

hereditary mechanism: 遗传机制

hereditary mechanism for evolutionary process, 170 - 3,演化进程中的遗传机制

heredity: 遗传

problems of heredity, 6,遗传问题

hermit crab: 寄居蟹

shell trading in hermit crab, 161,寄居蟹的贝壳交易

Hesperiphona vespertina, 85,夜松雀

heterozygote, 88,异质结合体

homologous variation: 同源的变异

Vauilov's law of homologous variation, 7,瓦维洛夫同源变异法则

homozygote,21,88,同型结合子

genetic homozygote, 40, 76,遗传的同型结合子

homozygous genotype, 178, 179,同型结合的基因型
honesty, 147 - 65: 诚实
host-parasite interaction, 126,寄主一寄生虫的交互作用
house sparrow, 85,家雀
Hyla cinerea, 78 - 9: 灰质的雨蛙
Hypoplectus *nigricans*, 159 - 61: 黑色哈姆雷特鱼
simultaneous hermaphroditism in Hypoplectus nigricans, 159,雌雄同体体外受精的黑色哈姆雷特鱼

Inachis, 99 - 100,孔雀蝴蝶
inclusive fitness matrix: 综合适应度矩阵
inclusive fitness matrix for two-strategy game, 193F 两策略博弈的综合适应度矩阵
incestuous mating, 130,乱伦
individual: 个体
Darwinian fitness of individual, 11,个体的达尔文适应度
inclusive fitness of individual, 191,个体的综合适应度
mating success of individual, 145,个体交配的成功率
information transfer: 信息传递
information transfer during contest, 147,在竞争过程中的信息传递
problem of information transfer, 29,信息传递问题
inheritance: 遗传
asexual inheritance, 11, 14,无性生殖的遗传
parthenogenic inheritance, 40,部分基因的遗传
sexual diploid inheritance, 40,有性两倍体遗传
injury: 受伤
risk of injury, 34,冒着受伤的危险
intruder, 103, 119: 入侵者
intruder in contest, 94, 95, 96,竞争中的入侵者

intruder into resource,106,资源的入侵者
intruder into territory, 22, 77,领土的入侵者
isogamous population, 50,同配生殖的种群
isogamy, 48, 50,同配生殖
Junco hyemalis (dark-eyed junco), 85,灯芯草雀

kinship: 血族关系
kinship in social behaviour, 167,在群居行为中的血族关系

Lande's model of speciation,133 - 7,lande 物种模型
learning mechanism, 31,学习机制
learning rules, 20,学习规则
evolutionarily stable learning rules, 56, 57,演化稳定的学习规则
relative payoff sum learning rules, 60 - 77, 176,有相对支付的学习规则
lek species, 88, 90,聚居的物种
Lepomis macrochirus, 90:
life history strategy, 140 - 6, 177,生存史策略
lion: 狮子
ownership in mating lion, 100 - 1,狮子的交配权

macrogamete: 大配子
macrogamete in Chlamydomonas sp. , 49, 51, 53,在衣滴虫中的大配子
production in macrogamete, 52,大配子的生产
male parental care,128,父代的抚育
mating game, 55,交配博弈
mating incestuous, 130,乱伦
mating success of individual: 个体交配的成功率

variations of mating success of individual,145,个体成功交配的变异
mating type, 49,交配的类型
meiosis, 47,减数分裂
chromosomes in meiosis, 81,染色体的减数分裂
microgamete in Chlamydomonas sp. , 49, 51,53,衣滴虫中的小配子
mixed ESS, 16, 17, 19, 29, 30, 43, 68－107, 181－6：混合的 ESS
mixed strategy, 11－17, 26, 79, 80, 102－26, 181－6：混合策略
models：模型
basic models,10 基本模型
evolution of cooperative behaviour models, 169－70 合作行为的演化模型
extended models, 23－7, (fitness matrix for)24F,扩展的模型
genetic models, 123, (of evolution of sex ratio)45,遗传模型
Hawk-Dove models, 105 鹰鸽模型
Hawk-Dove-Bourgeois models, 97, 99 鹰—鸽—所有者模型
Lande's models, 133－7,Lande 模型
optimization models, 5,最优化模型
models of pairwise contests, 11,成对竞争模型
population genetic models, 4,种群遗传模型
models of territorial behaviour, 153,领土行为模型
two-locus models,134,两个基因座模型
variable rewards models, 38,可变报酬模型
war of attrition models, 34, 105,消耗战模型
monomorphic population, 185,单一同态的种群
mortality：死亡率
differences in mortality, 143,死亡率的差异
motivation, 36,动机
differences in motivation, 35,动机的差异
information about motivation, 147,关于动机的信息

mutant, 14,突变异种
mutant strategy, 10,突变异种策略
mutualism, 170,互利共生性
mutualism between species, 167,种类之间的互利共生现象

Nannacara anomala, 150,丽鱼科鱼
natural selection: 自然选择
parameter set by natural selection, 82,由自然选择决定的参数集合

Oecibus civitas, 96,群栖蜘蛛
optimal strategy, 140, 197: 最佳策略
optimization model, 5,最优化模型
optimisation problem,最优化问题
optimization problem with fixed constraints, 140,具有固定约束的最优化问题
optimization theory, 1, 175, 176,最优化原理
overdominance, 21, 42: 超显性
Ovis dalli stonei: 黑大角羊
agonistic encounters in Ovis dalli stonei, 110
owner, 32, 103, 119: 所有者
owner during contest, 94, 95, 96,竞争期间的所有者
payoff to owner,101,所有者的回报
owner of resource, 106,资源的所有者
owner of a territory, 22, 28, 77,领土的所有者

pairwise contests, 23, 31, 35, 56, 76, 77, 141, 142, 174, 175, 191: 成对竞争
pairwise contests in animals, 2,动物间的成对竞争
model of pairwise contests, 11,成对竞争模型

Pandalus jordani, 70：小虾

Papilio zelicaon, 99,凤蝶

Papio anudis：凤蝶

fighting ability in Papio anudis, 100,凤蝶的战斗能力

Pararge aegeria, 98 - 9,斑点树蝶

parental care, 8, 126 - 30,亲代抚育

deserting in parental care, 126,亲代抚育中的遗弃现象

game theory model of parental care,126,亲代抚育的博弈论模型

guarding in parental care, 126,亲代抚育中的保卫行为

payoff in parental care, 127,亲代抚育的回报

post-copulatory guarding by parental care, 129,亲代抚育的交配前保卫行为

single-parent guarding, 127,单亲保卫

parthenogenesis：单性生殖

parthenogenesis in females, 93,雌性个体中的单性生殖

Parus major, 91：大山雀

breeding success in Parus major, 92,大山雀成功繁衍后代

Passer domesticus, 85,家雀

paternity：父子关系

confidence of paternity, 128, 129,对父子关系的信心

payoff, 15, 55 - 68 各处, 80, 94, 106, 124, 178, 195, 196, 203,回报

payoff for asymmetric game, 200,非对称竞争的回报

equality of payoff, 34, 105,回报等式

explanation of payoff, 204,回报的解释

frequency-dependent payoff,69,频度依赖的回报

payoff for Hawk-Dove game, 12F,鹰鸽博弈的回报

payoff in parental care, 127,亲代抚育的回报

positive payoff,20, (inequality of)101,正值回报

payoff for war of attrition, 194F,消耗战的回报

payoff matrix, 12, 17, 18, 22, 101, 103F, 108, 141, 164, 180, 189, 190, 199,回报矩阵

payoff matrix for territory game, 157F, 158F,领土博弈的回报矩阵

Pemphigus betae, 92,蚜虫

phenotype, 5, 21, 41, 187, 198,表现型

analysis of phenotype, 4,表现型分析

arbitrary phenotype, 179,任意的表现型

mixed phenotype,40,混合的表现型

pure phenotype, 40,纯表现型

phenotype with sexual reproduction, 43 - 7,有性繁殖的表现型

phenotype evolution, 176,表现型演化

phenotypic fitness: 表现型适应度

phenotypic fitness in ruff (Philomachus Pugnax), 89,矶鹞的表现型适应度

sex phenotypic, 43: 性别表现型

concave sex phenotypic, 44,46,凹性别表现型

convex sex phenotypic, 44, 46,凸性别表现型

phenotypic variation: 表现型的变异

phenotypic variation in population, 144,种群中的表现型变异

range of phenotypic variation, 7,表现型变异的范围

Philomachus pugnax, 88,矶鹞

pig: 猪

dominant pig, 54,占主导地位的猪

subordinate pig, 54,占从属地位的猪

Platfish, 87,新月鱼

Podischuus agenor, 70 - 2,有角甲虫

allometry in Podischuus sgenor, 71

polygenic system, 22,多基因的体系

polygynous mammale: 一雄多雌的哺乳动物

evolution of polygynous mammale,3,一雄多雌的哺乳动物的演化
polymorphism, 19, 41, 89, 102, 185, 186, 189,多态现象
genetic polymorphism, 4, 21, 43, 102,遗传的多态现象
genetically stable polymoephism, 16, 17, 43, 76, 78, 86,稳定的遗传多态现象
Hawk-Bully polymorphism, 191,鹰策略者—欺软怕硬者的多态现象
protected polymorphism, 179,受保护的多态现象
polymorphism in ruff, 89,矶鹞中的多态现象
stationary polymorphism,193,稳定的多态现象
population: 种群
ancestral population, 8,祖先的种群
asexual population,17,无性生殖的种群
dynamics of population, 14, (evolutionarily stable)50,种群动力学
equilibrium of population, 26,种群的平衡
explanation of population, 204,种群的解释
frequency distribution in population, 86,种群的频率分布
infinite population, 14,无限种群
isogamous population, 50,同配生殖的种群
monomorphic population, 185,单一同态的种群
phenotypically variable population, 144,表现型可变的种群
polymorphic population, 19, 20, 40, 69, 175, 184, 185,多形态的种群
random-mating population, 21, 40,随机交配的种群
random-mixing population, 20,随机混合的种群
sexual diploid population, 17,有性两倍体种群
stable state of population, 14n,稳定的种群状态
stable strategy of population, 14n,种群的稳定策略
stability of population, 183-8,种群的稳定性

structured population, 27,具有结构的种群
population dynamics, 2, 183－8,种群动力学
population dynamics in evolation, 2,演化中的种群动力学
population equilibria,2,种群均衡
population foraging game,63－4,65,种群竞食博弈
population games,55,66,种群运动
finite population games,20,有限的种群运动
population genetics:种群遗传学
population genetics and game theory,175,177,种群遗传学和竞赛理论
equilibria in population genetics,8,种群遗传中的均衡
laws of population genetics,5,种群遗传的规律
population genetic model,4,种群遗传模式
population stability,183－8,种群稳定性
population stability in evolution,2,演化中的种群稳定性
preference function,133,偏好的功能
primates:灵长类
size dimorphism in primates, 9,灵长类中的体型二态性
Prisoner's Dilemma, 162F, 166, 167, 168, 171, 174,囚徒困境
asymmetric Prisoner's Dilemma, 164,非对称囚徒困境
commitment in Prisoner's Dilemma, 163,囚徒困境中的承诺
reiterated Prisoner's Dilemma, 202－3,重复的囚徒困境
repeated (payoff matrix in) Prisoner's Dilemma, 164F,重复的囚徒困境
probability density fuction, 29,概率密度函数
probability matching, 66, 76,匹配的可能性
probability of extinction:灭绝的可能性
probability of extinction of a species, 2,一个物种灭绝的可能性
probability of playing, 181,博弈的可能性

probability of survival, 53, 142：得以生存的可能性
pure strategy, 15－40, 58－82, 126, 182－99：纯策略

RHP, 见 resource-holding power：资源把持能力
RPS, 见 relative payoff sum：相对回报总和
random-mating diploid population, 20, 40, 43,随机交配的两倍体种群
random-maxing population, 20,随机混合的种群
random reward, 194－5,随机回报
reciprocal altruism：互惠利他主义
Triver's concept of reciprocal altruism, 164, 170, 174,Triver 的互惠利他主义的概念
recurrence equations, 198, 199,递归方程
relative payoff sum learning rule (RPS), 60－77, 176：学习规则的相对回报总和
residual values, 59,剩余价值
resource, 11, 94, 95, 107,资源
allocation of resource, 140,资源配置
divisible resource, 152,可分的资源
intruder into resource, 106,入侵资源
owner of resource, 106,资源所有者
value of resource, 101,资源价值
resource-holding power (RHP), 36, 106, 114, 147, 148：资源把持能力
assessment of resource-holding power, 114, 150,对资源把持能力的评定
transmission of information about resource-holding power, 148,关于资源保持能力信息的传递
retaliation, 188－91,报复
retaliator strategy, 17, 191,报复者策略

retreat：撤退

retreat during contest, 12,在竞争中撤退

Rock-Scissors-Paper game (R-S-P),19,20：石头—剪刀—布的竞赛

ruff, 88：矶鹞

salmon：大马哈鱼

mating of salmon, 69,大马哈鱼的交配

Scatophaga stercoria, 30－3, 76, 91, 121,粪蝇

Scatophaga stercoria contest between males, 33,雄性粪蝇竞争

Scatophaga stercoria mating success of males, 31,雄性粪蝇交配成功

selection：选择

frequency-dependent selection, 4, 86, 89, 151, 174,频率依赖的选择

selten's theorem, 108,泽尔腾定理

definition of selten's theorem, 107,泽尔腾定理的界定

set：集合

phenotypic set, 43,175, (concave)44, 46, (convex)44, 46,表现型集合

strategy set, 106, (with continuous variables)195F, 196F,策略集合

set of possible strategy, 43,可行策略的集合

set of resource behaviour, 58,有关资源行为的集合

set of recurrence equqtions, 198－9：递归方程组

sex radio, 81－2, 177：性别比

sex radio between queen bee and workers, 123,在蜂王和工蜂之间的性别比

evolutionarily stable sex radio,186,稳定演化的性别比

evolution of sex radio,2,45,性别比的演化

genetic model of sex radio,45,性别比的遗传模式
sex radio phenotype,43,性别比例表现型
sex radio of stable population, 25,稳定种群的性别比
unbeatable sex radio, 27,无敌的性别比
sex radio game, 24, 44, 186,性别比博弈
fitness matrix for sex radio game, 25F,性别比博弈的适应度矩阵
sex radio problem, 197,性别比问题
sexual allocation, 2, 177,性别分配
sexual diploid inheritance, 40,有性的倍数染色体遗传
sexual investment, 43,有性投资
sexual reproduction, 有性繁殖
phenotypes with sexual reproduction, 43 - 7 具有表现型的有性繁殖
sexual selection, 2, 131 - 7, 176: 性选择
game theory analysis in sexual selection, 132,对性选择的博弈论分析
population-genetics treatment in sexual selection, 132,对性选择的种群遗传处理方法
shrimp, 见 Pndolus jourdanl: 小虾
signal: 信号
varied set of possible signal, 153,可变的信号集合
singalling: 发信号
singalling and subsequent action, 148,发信号及其后继行动
singalling by animals, 148,动物的发信号行为
siskin: 金雀
pine siskin, 86,松树金雀
size game, 140 - 6, 144F,体型博弈
allowance for senescence size game, 146F
Sphex ichneumoneus, 38 - 9,56,74 - 5,76:

spider：蜘蛛

funnel web spider，学名 Agelenopsis aperta，漏斗网蜘蛛

social spider，学名 *Oecibus civitas*，群栖蜘蛛

stability：稳定性

global stablility，46，全局稳定性

problem of stability，17，稳定性问题

stability criteria，14，稳定性判定标准

stability of population，183－8，种群的稳定性

retaliation stability，17，报复的稳定性

status：状况

status in flocks，82－6，羊群状况

Stone's sheep，see Ovis dalli stonei：黑大角绵羊

strategy，20，174，策略

Assessor strategy，109，110，评估者策略

Bluffing strategy，156，诈骗策略

Bourgeois strategy，22，94，所有者策略

calling strategy in Hyla cinerea，79，树蛙的鸣叫策略

choice of strategy，34，策略的选择

culturally stable strategy (CSS)，54，文化稳定策略

definition of strategy，10，策略的定义

developmentally stable strategy (CSS)，54，发育稳定策略

equilibrium strategy，29，均衡策略

evolutionarily stable strategy (ESS)，演化稳定策略

explanation of strategy，204，策略的解释

honest strategy，156，诚实的策略

life history strategy，140－6，177，生存史策略

mixed strategy，11－17 各处，26，79，80，102－26，181－6，混合策略

classification of mechanisms mixed strategy，68－80，混合策略机制

的分类

examples of mixed strategy, 81 - 93, 混合策略的例子

neutrally stable mixed strategy. 107. 稳定中性的混合策略

optimal strategy, 140, 197, 最优策略

paradoxical strategy, 102, 悖论式策略

precocious parasitic strategy, 69, 早熟的寄生策略

pure strategy, 15 - 40, 58 - 82, 126, 182 - 99, 纯策略

pure conditional strategy, 17, 191, 条件纯策略

satellite strategy in Hyla cinerea, 79, 雨蛙的追随者策略

stealing strategy, 69, 偷偷移动的策略

successful strategy, 168 - 9, 成功的策略

unbeatable strategy, 23, 43, 无敌策略

uninvadable strategy, 10, 11, 43, 46, 175, 177, 188, 无可侵犯的策略

strategy set, 21, 策略集合

sunfish: 太阳鱼

bluegill sunfish, 90, 大鳍鳞鳃太阳鱼

swimming, 游泳

adaptations for swimming, 7, 游泳适应

symmetric contest, 22 - 3, 对称竞争

explanation of symmetric contest, 204, 对称竞争的解释

symmetric game, 68, 94, 162, 200, 对称博弈

TFT, 见 TIT FOR TAT, 以牙还牙策略

territorial behaviour: 领土行为

evolution of territorial behaviour, 153 - 9, 领土行为的演化

model of territorial behaviour, 153, 领土行为的模型

territory, 95, 领土

intruder into territory, 22, 领土入侵

owner of territory, 22,领土所有者

value of territory, 154F, 155F,领土的价值

theorems: 定理

Bishop and Cannings theorems, 15, 29, 107, 181, 182 - 3, 192, 196,Bishop-Cannings 定理

Harley's theorems, 57,Harley 定理

Selten's theorems, 107, 108,泽尔腾定理

theory of optimisation, 1: 最优化理论

threat display, 151: 威胁的显示

TIT FOR TAT (TFT), 168, 169, 170, 171, 202, 203,以牙还牙策略

tit: 山雀

great tit, 学名 *Parus major*,大山雀

toad, 学名 *Bufo bufo*: 蟾蜍

two-armed bandit game,61 - 2,66,两个武装强盗的博弈

two-strategy game, 40 - 3, 180 - 2, 193,两策略博弈

Uca pugllator, 115,招潮蟹

Vavilov's law of homologous variation, 7:

variable rewards model, 38,可变报酬的模

Volterra's equations, 9: Volterra 等式

wage bargaining case, 152 - 3, 162,工资议价案例

war of attrition, 21, 28 - 39,消耗战

asymmetric war of sttrition, 33, 105, 107, (with individual ego) 104 非对称的消耗战

distribution of acceptable duration war of attrition, 35F,消耗战中可承受的持续时间的分布

duration of contest war of attrition, 35,消耗战中竞争的持续时间

model of war of attrition, 34, 105,消耗战模型
war of attrition with random rewards, 194 – 6,随机回报的消耗战
wasp: 黄蜂
digger wasp, 学名 *Sphex ichneumonens*,掘土蜂
Weismann's concept, 6,魏斯曼的观念
wings: 鸟翼
rectangular wings, 7,矩形鸟翼
triangular wings, 7,三角形鸟翼
wood pidgeon: 斑尾林鸽
hierarchy in wood pidgeon,146,斑尾林鸽的层次

Xiphophorus maculates, 87,新月鱼

zygote, 47, 48, 123,受精卵
survival in zygote, 51,幸存的受精卵